Зубр

Морфология, систематика, эволюция, экология

ИЗДАТЕЛЬСТВО «НАУКА»

Зубр

Морфология, систематика, эволюция, экология

European Bison

Morphology, Systematics, Evolution, Ecology

USSR Academy of Sciences

A. N. Severtzov Institute
of Evolutionary
Animal Morphology
and Ecology

Scientific Council
for Biosphere Problems



Soviet Committee
for the UNESCO Programme
«Man and Biosphere»

Species
of the Fauna of the USSR
and the Contiguous
Countries

European Bison

Morphology, Systematics, Evolution, Ecology



Nauka Publishers
Moscow 1979

Академия наук СССР

Институт
эволюционной морфологии
и экологии животных
им. А. Н. Северцова

Научный совет
по проблемам биосферы

MaB

Советский комитет
по программе ЮНЕСКО
«Человек и биосфера»

Виды
фауны СССР
и сопредельных стран

Зубр

Морфология, систематика, эволюция, экология



Издательство «Наука»
Москва 1979

УДК 599.735.5

Зубр. *Морфология, систематика, эволюция, экология. М.: Наука, с. 1—496.*

В книге описаны и проанализированы систематика и эволюция всего рода Bison и некоторые стороны морфологии, экологии и этологии зубра. Табл. 35, ил. 227.
Taxonomy and evolution of the genus Bison as well as some aspects of morphology, ecology and behaviour of the European Bison are described and analyzed.

З $\frac{21008-384}{055(02)-79}$ 621—79, кн. 2 2005000000

Предисловие

Настоящей монографией открывается новая серия «Виды фауны СССР и сопредельных стран». Цель каждого тома серии — дать всестороннее описание одного вида, входящего в нашу фауну, т. е. дать на современном уровне науки полную характеристику вида, раскрыть его место в системе и в природе, рассмотреть различные стороны его морфологии, физиологии, экологии и этологии, географическое распределение и историю становления и таким образом вскрыть его видоспецифичность, будь то в отношении морфологии различных систем органов или в своеобразии его взаимоотношений со средой, биотическими и абиотическими ее компонентами.

Задачи, стоящие перед серией, очень серьезны. Естественно, что по каждому виду трудно ожидать выполнения всей программы в полном объеме. Наши знания о многих животных очень ограничены: у одного не изучена экология, у другого — изменчивость, у третьих изучена только систематика. Плохо обстоит дело с морфологией. В историческом плане развития морфологии как науки животных изучали преимущественно как представителей крупных таксонов. В лучшем случае их морфологию изучали с целью поисков диагностических признаков. Задач выявления видовой специфики по всем системам органов, причин и путей ее появления вообще раньше почти не ставилось. Практически отсутствует и нормальная анатомия в применении к видам нашей фауны. В результате приходится признать, что простая компиляция уже известного в отношении морфологии не может служить делу познания отдельного вида. Естественно поэтому, что в ряде томов серии можно будет ожидать расширенного описания морфологии представителей данного вида, с тем чтобы можно было его использовать в качестве эталона при изучении близких форм.

Все вышесказанное объясняет смысл и состав предлагаемой вниманию читателей первой монографии серии. Зубр в настоящее время является реликтовой формой, сохранившейся к концу XVIII столетия только в Беловежской пуще и на северо-западном Кавказе. Интерес к его изучению связан как с его местом в системе Bovinae, его историей, во многом приходящейся на поздний плейстоцен и исторический период (следовательно, хорошо документированной), так и с его родственными связями с крупным рогатым скотом, т. е. с животными, прочно занявшими место

в жизни человека. Литература, посвященная зубру, насчитывает тысячи названий, включая и ряд работ общего характера. Много в изучении зубров сделано учеными Польской Народной Республики. Однако до сих пор не было опубликовано ни одного достаточно подробного морфологического описания зубра, его палеонтологической истории и экологии, не вскрыта специфика его типа адаптации, отличающего зубра от бизона, и т. п.

В монографии рассматривается морфология, систематика и эволюция всего рода Bison, но с особым упором на место в нем зубра, на видоспецифичность последнего, сложившуюся в связи с условиями его обитания. Составители и авторы монографии предлагают оригинальное исследование, базирующееся на новом материале, специально обработанном для данной работы. Естественно, не все разделы монографии могли быть выполнены на одинаковом уровне: различен объем материала, имевшегося у того или иного автора, различны возможности этого материала в связи с разной степенью его изученности, различен и подход авторов к своему материалу. Отсутствие ряда специалистов (написание соответствующих разделов должно быть делом только специалистов — это один из основных принципов формирования тома) не позволило, например, рассмотреть некоторые системы органов. Как уже отмечено, приведение по ним краткой компиляции было сочтено нецелесообразным, так как она не вышла бы за рамки общеизвестных фактов, характеризующих не столько зубра, и даже не род Bison в целом, а вообще парнокопытных или даже млекопитающих.

Три части монографии посвящены соответственно систематике и эволюции, морфологии, экологии и этологии. В основе первой части лежат функционально-морфологический анализ черепа Bison, изучение его половой и возрастной изменчивости, строения зубов, роговых стержней и чехлов, волосяного покрова, общего экстерьера и особенностей экологии, что обоснованно кладет предел как тенденции к чрезмерному дроблению рода, так и противоположной тенденции к полному объединению его в один вид. Изучение изменений отдельных форм рода, происходивших в ходе их исторического развития в связи со сменой ландшафтов в течение плейстоцена, служит предпосылкой для выяснения того своеобразного положения, которое зубр занимает в системе рода и которое раскрывается в дальнейшем на более специальном материале последующих частей монографии.

Порядок изложения материала во второй части монографии, посвя-

щенной морфологии зубра, соответствует общепринятому в сравнительной анатомии, несмотря на неравнозначность отдельных разделов как по объему, так и кругу разбираемых вопросов. Примат получили системы органов, дающие больше возможностей для функционального и эволюционного понимания их специфики, сложившейся в ходе исторического развития рода Bison: кожный покров и его производные, экологические, функциональные и эволюционные аспекты которого частично были уже рассмотрены в первой части монографии; посткраниальный скелет (общая краниология также была достаточно подробно освещена в первой части), мускулатура, головной мозг, слуховой и зрительные анализаторы, пищеварительная и половая системы.

Поскольку опорная система зубра известна значительно лучше других систем органов, посткраниальный скелет рассмотрен только в связи с историческими судьбами различных линий рода: европейского лесного зубра, американского степного и канадского лесного бизонов и их общего «праотца» верхнеплейстоценового Bison priscus. Вместо описания самой системы было решено ограничиться атласом рисунков с полным терминологическим словарем, особое внимание уделяющим тонким деталям строения поверхности кости (шероховатости, бугры, ямки для прикрепления мышц и связок). В ином ключе разобрана мускулатура зубров и бизонов: авторы сочли, что полное анатомическое описание здесь необходимо, так как на русском языке фактически отсутствуют достаточно подробные описания мышц млекопитающих. В ходе описания выявлены не только качественные различия в мускулатуре зубров и бизонов, но и показано, как меняются в зависимости от возраста и пола соотношения отдельных функциональных компонентов. Именно в последних, как оказалось, во многом заключена видоспецифичность изучаемых форм. Таким образом, анализ морфологии двух близкородственных видов — зубра и бизона — позволил выделить у них черты, непосредственно сформированные в ходе их разной специализации и обычно не выявляющиеся при обычной практике сравнения животных, генетически удаленных. Дальнейший анализ биомеханических особенностей двигательного аппарата и изучение локомоции дает основу для понимания смысла изменений в мускульной системе, связанных с эволюцией зубров и бизонов в условиях разных местообитаний.

На базе детальной морфологии головного мозга сделана попытка оценить степень и направленность развития некоторых отделов слухового анализатора зубра и провести предварительную морфоэкологическую оцен-

ку его систем дистантной рецепции. Практическая неизученность центральной нервной системы копытных вообще привела к необходимости внимательно рассмотреть соотношения всех корковых формаций больших полушарий и организацию системы борозд и извилин неокортекса. Специально обсуждена их индивидуальная изменчивость. Значительная специализация мозга у Bison, подчеркиваемая необычно большой профилированностью новой коры больших полушарий, в то же время сочетается с особенностями, которые можно рассматривать как свидетельства инадаптивной эволюции зубров и бизонов.

Менее подробно в монографии разобраны строение глаза, пищеварительного тракта и половой системы. При описании пищеварительного тракта особое внимание уделяется тонкой морфологии преджелудков, собственно желудка и кишечника. Строение пищеварительного тракта сопоставляется с характером питания. Небольшой раздел занимают результаты сравнительного исследования хромосом зубра, бизона и крупного рогатого скота.

Последняя часть монографии включает критический обзор имеющихся данных по экологии и поведению зубра, в котором разбирается история проблемы и сделана попытка в какой-то мере реконструировать экологию и этологию кавказского и беловежского зубров, какими они были до того, как на них оказали существенное влияние процессы синантропизации. Кратко рассмотрена также современная гельминтофауна зубров, показана ее неспецифичность, обусловленная общностью пастбищных угодий с крупным рогатым скотом. Заключает монографию глава об историческом распространении зубра на территории нашей страны в XI—XX вв., основанная на исследовании археологических, архивных и литературных данных.

Отдавая себе отчет в несовершенстве предлагаемой сейчас вниманию читателей монографии, мы все же надеемся, что выход ее в свет окажется полезным не только для познания зубра как вида, но и послужит более четкому формулированию задач, стоящих перед всей серией «Виды фауны СССР и сопредельных стран».

В. Е. Соколов.

Часть первая

Систематика и эволюция

Глава первая

Систематическое положение Bison в семействе Bovidae

Происхождение и история развития быков (триба Bovini) и буйволов (триба Bubalini) до сих пор мало известны и сравнительно слабо обоснованы палеонтологически.

Объединение всех быков и буйволов со многими антилопами (группы Strepsicerotini и Boselaphini) чисто умозрительно и совершенно не обосновано морфологически. Так, включение в трибу Bovini таких родов, как Boselaphus и Tetraceros, на основании сходства строения резцов, положения хоан и формы надглазничных отверстий ни в коей мере не может служить доказательством. Все эти признаки легко изменяются и быстро адаптируются к разным внешним влияниям. Они могут быть различны не только в пределах одного рода, но изменяются даже у разных географически и экологически отличающихся одна от другой популяций (подвидов). Последовательность облитерации швов мозгового черепа связана со степенью развития и размерами рогов и их функцией и поэтому также не может служить серьезным таксономическим критерием. У бизонов зарастание швов у самок происходит только в старости, после окончания лактации, тогда как у самцов швы зарастают уже в 5—6-летнем возрасте.

Также не представляется достаточно убедительным объединение многих групп полорогих в подсемействе Bovinae [Simpson, 1945; Соколов, 1953]. Наличие светлых «чулок» у Bibos и Bubalus не связано с окраской головы. Такие светлые «чулки» имеются у Alces и Ovibos и имеют совершенно особое адаптивное значение. Кстати, и у Bison priscus occidentalis молодые особи до 3—4 лет имели светлоокрашенные дистальные отделы конечностей.

Широким колебаниям в пределах Ruminantia подвержены и кожные железы. Присутствие разных желез очень изменчиво и у Bovidae, и у Cervidae.

Кожная складка (подгрудок на шее), характерная для Taurotragus, практически отсутствует у Bison, Poephagus и у буйволов, но может присутствовать у Bibos и одомашненных представителей рода Bos, причем степень развития подгрудка подвержена и у них очень большим изменениям.

Кили на роговых стержнях и чехлах, свойственные многим антилопам, отсутствуют у Bos, Poephagus и Bison, а также у Bibos, но очень четки у буйволов. «Тяжелое» сложение, конечно, также не может служить критерием для таксономического объединения или разделения, в одной груп-

не могут быть животные и «тяжелого», и «легкого» сложения, например Gulo и Mustela.

Не решая здесь вопроса об объеме подсемейства Bovinae, что выходит за пределы темы настоящей работы, коснемся только непосредственно классификации быков и буйволов и положения рода Bison в системе.

Группа буйволов морфологически четко объединяет ныне живущие роды Anoa, Bubalus и Syncerus в обособленную таксономическую единицу, которой может быть придан ранг не ниже трибы — Bubalini: буйволы как самостоятельная, совершенно отличная от настоящих быков филогенетическая ветвь хорошо прослеживается с миоплиоцена. Из вымерших форм сюда относятся Proamphibos Pilgrim (1939), миоплиоцен — средний плиоцен Индии (Dhok Patan-Tatrot, Сивалики); Parabos Arambour et Piveteau (1929), ранний и средний плиоцен Южной Европы и Египта; Hemibos Falconer et Rutimeyer (1866), поздний плиоцен — ранний плейстоцен Индии и Палестины. Вероятно, близок к буйволам и южноазиатский плейстоценовый Platybos Pilgrim (1939). К группе буйволов следует отнести также Strepsiportax Pilgrim (1937), нижние Сивалики (Chinji) и Pachyportax Pilgrim (1937), средние и верхние Сивалики и Бирма. Возможно, что эти последние два рода представляют самостоятельную ветвь ранних азиатских Bubalini.

В Северной Африке буйволы азиатского типа известны с раннего плиоцена Египта. В более южных и экваториальных областях этого материка в позднем плейстоцене Судана появляется уже очень близкий к настоящим африканским буйволам рода Syncerus сходный с ними Homoioceras Batte (1939), а в Кении и Танзании Bularchus Hopwood (1936). Может быть, африканским буйволом родствен Udabnocerus Burtschak et Gabaschvili (1968) раннего плиоцена Грузии. Из позднего плиоцена Грузии описан Eosyncerus Vekua (1972), но положение его в системе Bovidae неясно. Можно предполагать, что вся группа африканских буйволов, ведя свое начало от азиатских предков, расселилась в пределы современной Эфиопской области из Европы и Северной Африки в раннем плейстоцене.

Африканские кафрские буйволы Syncerus caffer Sparrm. четко разделяются на две группы: рыжих лесных буйволов Syncerus caffer nanus Boddaert (=brachicerus Gray) и обитателей саванн Syncerus caffer caffer Sparrm.

Первая группа сохраняет много архаических черт строения (относительно мелкие размеры, более светлая рыже-бурая окраска и примитивная форма рогов). В известной мере рога лесных буйволов еще сохраняют сходное строение с рогами древних азиатских буйволов, у взрослых самцов они короче и слабее, чем у саванновых, несут четко выраженные поперечные валики, основания их не вздуты и широко расставлены. Следует считать, что и в экологическом отношении эта группа африканских буйволов сохраняет большую примитивность. Рыжие буйволы тесно связаны с лесными влажными ландшафтами.

В противоположность этому саванновые буйволы Syncerus caffer caffer имеют целый ряд признаков специализации. К ним относятся черная

окраска, очень массивные, длинные рога у взрослых самцов с огромными вздутиями при основании, так что у многих основания соприкасаются. Рога в большинстве случаев потеряли у них даже следы поперечных валиков. Экологически эти буйволы — обитатели открытых или полуоткрытых саванн — также должны считаться более специализованными, так как примитивным ландшафтом всех быков были леса и облесенные речные поймы.

Обе описанные группы в той или иной степени связаны переходами. Так, буйволы Судана имеют промежуточное строение рогов, несущих довольно значительное вздутие оснований, но сохраняющие поперечные валики. Размеры их также средние между лесными и саванновыми. Самцы их имеют темную, иногда черную окраску, а самки сохраняют рыжую.

Триба Bubalini характеризуется некоторыми примитивными чертами по сравнению с Bovini и сохраняет большее сходство с антилопоидными формами полорогих. Основания роговых стержней у Bubalini находятся намного впереди заднего края черепа, но приближенно к орбитам, так что расстояние от заднего края орбиты до переднего края основания стержня не больше переднезаднего диаметра орбиты. Зароговая область мозгового черепа принимает большое участие в образовании крыши черепа. Ossa parietalia лежат в крыше черепа, составляя ее значительную часть. Их остальная поверхность образует прямой или тупой угол с planum occipitalis. Зароговой отдел мозгового черепа относительно длинный, его длина от средней межроговой точки лба до заднего края linea nuchalis superior равна или обычно больше расстояния от линии задних краев орбит до средней межроговой точки лба. Ossa nasalia узкие, но имеющие расширения в передней и задней части. Роговые стержни уплощенные, несут три продольных киля, сечение их трехугольное или иногда близкое к линзовидному. Роговые чехлы плоские, у азиатских буйволов сечение округленно-четырехгранное, горизонтальный диаметр приблизительно в 2 раза больше вертикального. На всем чехле поперечные валики разной ширины, отсутствующие только на вершине. У самок валики несколько слабее, чем у самцов. Африканские буйволы (группа Syncerus) имеют плоские, роговые чехлы округленно-трехгранного сечения. Вдоль внутренней поверхности проходит округленный гребень, исчезающий только в дистальной четверти. Проксимальная половина, иногда $^2/_3$, имеет поперечные валики (годичные кольца) и, кроме того, дорзальная поверхность резко, неправильно ребристо-бороздчатая вдоль чехла. Вентральная сторона слабо продольно-ребристая. Дистальная половина или треть рога гладкая. Основная часть у многих очень сильно расширена, основания рогов сближены, иногда почти вплотную, между ними на лбу остается лишь узкий промежуток, а лоб бывает покрыт как панцирем. Рога у всех буйволов отогнуты в стороны и вниз и назад. У кафрских буйволов концы загибаются вверх. У самок все эти черты строения рогов выражены гораздо слабее и главным образом при основании роговых чехлов. У молодых приблизительно до 3—4-летнего возраста рога гладкие. Окраска рогового вещества черная.

Настоящие быки, объединяющиеся в трибу Bovini, представлены в современной, а также позднетретичной и плейстоценовой фаунах значительным числом форм.

Наиболее древний известный представитель этой трибы Urmiabos Burtschak (1950), миоплиоцен Ирана, уже имеет некоторые черты более поздних родов и может считаться прямым предком Bos и Poëphagus, но сильно отличается от Bison. Род Bos Linnaeus (1758) известен с плейстоцена в Европе и Азии, Яки, Poëphagus Gray (1843), также с плейстоцена Центральной и Восточной Азии и Аляски. Стоящая несколько особняком от перечисленных быков группа Bibos Hodgson (1837) распространена с плейстоцена только в Южной Азии. Род Perimia Pilgrim (1939) был найден в миоплиоценовых отложениях Индии, но остатки его, послужившие материалом для описания и принадлежащие молодому животному, настолько плохой сохранности, что судить о его систематическом положении и филогенетических связях пока невозможно. Также неясно положение Parabos Barbour et Schultz, 1941, из плейстоцена Северной Америки, кроме того, название Parabos для американского нового рода является nomen praeoccupatum Parabos Arambour et Piveteau (1929).

От всех перечисленных быков хорошо отличается группа родов, которая может быть выделена в подтрибу Bisontina. К ней следует отнести Proleptobos Pilgrim (1939) раннего плиоцена (Dhok Pathan) Бирмы. Следующей стадией развития этой ветви следует считать Leptobos Rutimeyer (1877), который был широко распространен в позднем плиоцене и раннем плейстоцене южной и умеренной областей Европы и Азии. Вероятно, более поздней стадией этой группы был Epileptobos Hooijer (1956) среднего плейстоцена Явы. Видимо, к группе этих быков близок и Ioribos Vekua (1972), известный из позднего плиоцена Грузии.

Не может считаться вполне выясненной и филогенетическая связь Probison Sahni et Kahn (1959) из позднего плиоцена Индии. Однако следует признать несомненной принадлежность этого быка к группе Bisontina. Появляющийся в позднем плиоцене Индии род Bison H. Smith (1827) в плейстоцене претерпевает основные этапы своей эволюции и широко распространяется в Европе, Азии и Северной Америке, но никогда не переходит в Северную Африку.

Настоящие быки, которым мы можем придать ранг подтрибы Bovina, характеризуются резко сокращенной зароговой областью мозгового черепа. Основания роговых стержней находятся у них на заднем крае черепа, между рогами проходит выраженный в той или иной степени межроговой валик, служащий верхним задним краем черепа. Ossa parietalia не принимают участия в образовании крыши черепа, так же как и все другие элементы зароговой области. Зароговая часть, образованная поставленными вертикально ossa parietalia, лежащими вследствие этого в одной плоскости с planum occipitalis, спускается к foramen magnum под прямым или даже острым углом к лобной поверхности. Так как весь затылочный отдел черепа у некоторых форм бывает поставлен косо вперед, то foramen magnum и condyli occipitalis находится впереди заднего края

черепа, который образуется межроговым валиком. Ossa nasalia широкие, не имеют сужения посередине, их передние края на уровне ossa intermaxillaria всегда у́же средних и задних частей. Роговые стержни округлого или слабоовального сечения без килей.

Группа бизонов, подтриба Bisontina, имеет зароговую область, в той или иной степени выступающую назад за межроговую линию. Роговые стержни находятся впереди заднего края мозгового черепа, зароговая часть и ossa parietalia лежат горизонтально или наклонно под тупым углом к лобной поверхности. Они составляют значительную часть крыши черепа и образуют прямой или тупой угол с затылком — planum occipitalis.

Степень выступания зароговой области за линию рогов различна, она может быть очень значительна у древних и сильно сокращается и наклоняется вниз у более поздних Bison. У последних зароговая область — расстояние от средней межроговой точки лба до края linea nuchalis superior всегда меньше заглазничной области лба (от линии задних краев орбит до средней межроговой точки лба). Ossa nasalia у Bisontina широкие, без сужения посередине. Роговые стержни круглого или слабоовального сечения.

Роговые чехлы у обеих подтриб Bovini округлого или овального сечения при основании. Поверхность их гладкая или с мелкими поперечными валиками — кольцами нарастания. У некоторых они имеются только при основании, у других сохраняются на $^{2}/_{3}$ длины чехла. Только дистальная часть гладкая. Окраска рогового вещества черная или (у Bibos и иногда у Bos и Poephagus) светлая буровато-желтоватая на проксимальной части, лишь вершина черная.

Род Bison Hamilton Smith, 1827

История изучения и материал

За последние 40 лет были сделаны две попытки ревизии систематики и филогении рода Bison. Первая принадлежит В. И. Громовой [1935], вторая — Скиннеру и Кайзену Skinner, Kaisen, 1947.

Вне всяких сомнений Громова дала значительно более правильную и обоснованную картину эволюции бизонов, чем Скиннер и Кайзен [1]. Эти исследователи положили в основу своей системы длину и форму роговых стержней, подверженных чрезвычайно широким изменениям. Их работа лишний раз показывает неправильность столь одностороннего подхода к решению вопросов систематики и филогении без проведения серьезных морфологических исследований. Нет надобности доказывать, что построение системы любой группы на основе одного признака приводит к неверным и необоснованным выводам. Скиннер и Кайзен изучали рога современных и ископаемых Bison, упоминая о некоторых черепных особенностях чисто формально, без проведения полного сравнительно-морфологического и функционального исследования черепов в целом. В результате они дали совершенно фантастическую картину истории Bison. Они не изучили основных анатомических признаков современных видов этого рода — как остеологических, так и внешних. Поэтому ими, например, объединены все зубры в одну форму, когда на самом деле их три: равнинная (B. bonasus bonasus) и две горные — карпатская (B. bonasus hungarorum) и кавказская (B. bonasus caucasicus), хорошо очерченные внешними признаками, окраской и остеологически.

Выделенные этими авторами «подроды» в пределах рода Bison в большинстве случаев не могут быть сохранены даже как самостоятельные виды. Не выдерживает никакой критики выделение таких подродов, как Simobison, Platycerobison, Superbison, так как все указанные для них признаки представляют лишь индивидуальные отклонения внутри вида. Авторы не учитывали индивидуальную и возрастную изменчивость для вымерших Bison. В особенности неправдоподобны выводы Скиннер и Кайзен с точки зрения зоогеографа. Прежде всего очень сомнительно совместное существование в одном ареале нескольких видов Bison, которые между собой ничем не разнились, кроме формы рогов, и, следовательно, занимали одну и ту же биологическую нишу. Еще менее вероятна возможность переселения через Берингию стад этих «видов», двигавшихся параллельно, различавшихся только слегка уплощенными или округленными рогами, а в остальном идентичных и не смешивающихся!

---

[1] Очень серьезную критику работы этих авторов дал И. И. Соколов [1963].

В работе Болкена [Bohlken, 1967] вновь сделан разбор современных форм рода Bison. В противоположность Скиннеру и Кайзену, увлекшихся дроблением, этот автор объединяет всех современных бизонов в один вид. Болкен располагал очень ограниченным коллекционным материалом и совершенно не учитывал палеонтологических данных. Такое объединение в один вид не ново, это пытались делать и раньше некоторые исследователи. Но оно совершенно не оправдано ни с морфологической, ни с палеонтологической точек зрения.

Последние 20 лет польскими авторами были проведены детальные исследования морфологии зубра, опубликованные в «Bisoniana» [1957—1963].

Функционально-морфологический анализ черепа Bison, произведенный К. К. Флеровым, показал достаточно серьезные различия между отдельными формами и большие изменения, происходившие в процессе исторического развития в связи со сменой ландшафтов в течение плейстоцена [Флеров, 1932—1972].

В этой работе делается попытка разобрать систему рода Bison на основе сравнительного изучения черепа, посткраниального скелета и внешних признаков, рассматриваются основные приспособления, прослеживается история развития от верхнего плиоцена до современности.

Материалом для настоящей работы К. К. Флерова послужили коллекции: ЗИН АН СССР; Зоологического музея МГУ; ПИН АН СССР; Ин-та зоологии АН УССР; Ин-та зоологии АН КазССР; Палеонтологического музея в Одессе; Естественноисторического музея во Львове; Краеведческого музея г. Тюмени; Краеведческого музея г. Тобольска; Отдела палеонтологии и стратиграфии АН МолдССР; Музея Грузии, Тбилиси; Индийского музея (Калькутта); Зоологического музея (Берлин, ГДР); Палеонтологического музея (Берлин, ГДР); Института четвертичной палеонтологии (Веймар, ГДР); Музея первобытной и ранней истории Тюрингии (Веймар, ГДР); Музея города Зангерхаузен (Тюрингия, ГДР); Городского музея г. Майнц (ФРГ); Музея Хуан-хе и Пей-хе (Тяньдзинь, Китай); Шлоссмузеума (Гота, ГДР); Естественноисторического музея (Гота, ГДР); Палеонтологического института (Париж); Зоологического института (Париж); Болонского университета; Палеонтологического института Флорентийского университета.

Кроме того, просмотрены материалы по бизонам в разных других советских и зарубежных музеях и научных учреждениях.

Всего было исследовано около 3800 черепов, более 250 скелетов, многочисленные фрагменты черепов и отдельные кости посткраниального скелета, более 450 шкур зубров и бизонов разного возраста, а также около 1000 живых зубров, лесных и степных бизонов в заповедниках и зоопарках СССР и зарубежных стран.

Неравноценность и часто фрагментарность изученного материала по вымершим бизонам обусловили неодинаковую степень детальности описания разных форм.

Общее описание рода Bison

Череп

Череп Bison короткий и широкий в мозговом отделе. Наибольшая ширина лба в области орбит составляет у самцов, за редкими исключениями, не менее 65%, а у самок редко меньше 60% основной длины черепа. Наименьшая ширина лба за орбитами больше скуловой и мастоидной. У самок эти измерения могут быть близки. У Bos, Poëphagus и Bibos эти отношения обратные, у самцов они могут быть равны или лобная ширина меньше скуловой, у самок скуловая больше лобной. Лобная поверхность выпуклая или плоская, может иметь разные формы рельефа, впадины и бугры. Ossa frontalia очень широки и относительно коротки, так что их длина по средней линии обычно меньше 45% основной длины черепа.

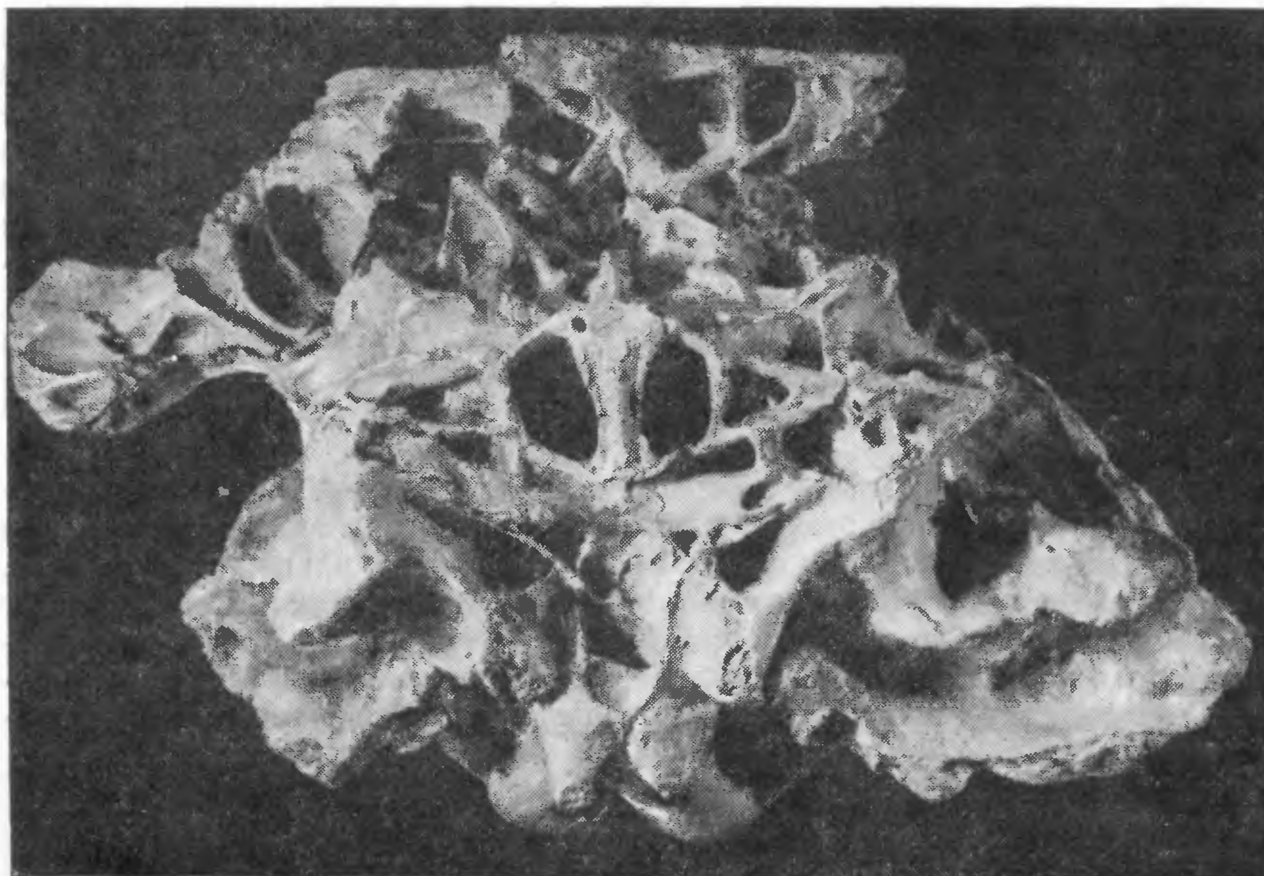
Ширина лба у быков вообще (Bovinae) коррелятивно связана с направлением рогов. У видов, имеющих рога, направленные сильно в стороны, назад и вниз (бизоны, буйволы), лоб широкий и выпуклый. В противоположность этому быки, имеющие рога, направленные вперед и вверх (тур, як), характеризуются узким, плоским и даже вогнутым лбом. Ширина лба, как и направление рогов, подвержена значительным индивидуальным изменениям, особенно у длиннорогих форм Bison priscus. Наибольшей ширины и выпуклости достигает лоб у экземпляров с сильно раскинутыми в стороны и отогнутыми вниз рогами, лоб, наоборот, более узкий и плоский у животных, имеющих рога, слабо раскинутые и направленные вверх. Направление роговых стержней зависит от общей биомеханики черепа, в частности от распределения силовых линий лобно-носовой области, поднятости предроговых частей лобной поверхности. Поэтому у Bison bonasus они не запрокинуты вниз и назад, что имеет место у B. priscus и B. bison. У зубров лоб у́же и менее выпуклый, чем у бизонов, и лобные кости менее массивны, поэтому и рога у зубров не «заложены» так сильно назад, как у бизонов; это хорошо выражено даже на разных черепах одного и того же вида: у экземпляров с более выпуклым и широким лбом рога отогнуты больше, чем у узколобных. У Bison bonasus caucasicus лоб слабовыпуклый, рога более сильно загнуты, чем у Bison bonasus bonasus.

Лобная поверхность у большинства представителей рода Bison ровная. Лишь у Bison bonasus рельеф неровный и имеет впадины и бугры, а у B. priscus и B. bison лоб, как правило, выпуклый, с ровным рельефом и не имеет впадин и бугров. Однако и у B. bonasus рельеф подвержен значительным вариациям вне зависимости от возраста и пола. Рельеф этот зависит от степени пневматизации лобных костей и их толщины. Толщина ossa frontalia посередине лба у крупных длиннорогих B. priscus может достигать 15—20 мм. Пневматизация стоит в прямой связи с размерами и весом головы. У форм Bison с очень большой головой, особенно у длиннорогих форм, пневматизация значительно большая, чем

у видов с относительно меньшей и более легкой головой и короткими рогами. При большем развитии лобных полостей, связанных с роговыми полостями, происходит облегчение веса черепа, но сохраняется прочность костей. Поэтому наименьший объем полостей свойствен черепам B. bonasus и особенно Bison bonasus caucasicus, имеющего наиболее легкую голову из всех Bison. У самок, имеющих также более легкую голову, пневматизация (развитие полостей) значительно слабее выражена, чем у самцов.

Все полости заполнены сложной системой переплетающихся перегородок, поставленных приблизительно перпендикулярно одна к другой, но наклонно к плоскости лобной поверхности. В общем, во всех полостях образуются многочисленные отдельные камеры, частью соединяющиеся между собой небольшими отверстиями, частью изолированными. Все полости, как в костях мозгового и лицевого черепа, так и в роговых стержнях, имеют одинаковую структуру. В средних частях полостей камеры приблизительно кубические, а на краях могут быть уплощенные или пирамидальные в зависимости от общего строения костей. Размеры средних камер у крупных самцов могут достигать 3—3,5 см^3. У самок и молодых

Рис. 1. Структура полостей лобного отдела черепа Bison priscus mediator из отложений Таубахи



они значительно меньше —1,5—2 см^3. Боковые камеры также малы, иногда в несколько кубических миллиметров. Толщина стенок-перегородок в среднем около 2—4 мм.

Вследствие такой сложной структуры, облегчающей вес костей и вместе с тем дающей возможность сильно увеличивать наружный объем, сохраняются общая прочность и большая площадь для прикрепления мышц. Описанное строение полостей у бизонов принципиально отличается от строения полостей у слонов, бронтотериев и диноцерат. У всех этих групп млекопитающих полости заполнены тонкостенными мелкими камерами, в общем образующими губчатую массу, достаточно хорошо облегчающую общий вес и сохраняющую большую площадь для крепления мышц, но не обеспечивающую достаточную прочность. Эта структура возможна лишь у тех зверей, у которых бои между самцами происходят не ударами лбами, а иными способами (у диноцерат саблевидными клыками, у слонов бивнями и хоботами), поэтому нет надобности сильного упрочнения костей черепа.

В общем, рельеф лобной поверхности у Bison bonasus следующий. По средней оси черепа в передней части лобных и задней носовых костей (область nasion) находится продольная впадина, простирающаяся назад иногда до уровня наибольшего сужения лба за орбитами. У молодых животных эта впадина выражена более сильно, чем у взрослых, что объясняется увеличением толщины и пневматизации костей с возрастом. В области bregma находится небольшая округлая впадина, которая иногда сдвигается несколько вперед. У молодых она может достигать глубины 9 мм, у взрослых самцов иногда совсем отсутствует. Приблизительно на уровне наибольшего сужения лба перед роговыми стержнями могут располагаться две впадины (позади sulcus supraorbitalis). Посередине лба между названными боковыми, переднелобной и брегмальной впадинами находится средний лобный бугор. Он расположен между уровнем задних стенок орбит и передними краями роговых пеньков. Иногда могут образовываться возвышенности при основании роговых пеньков. Повторяя, что рельеф лобной поверхности у B. bonasus подвержен значительным возрастным и половым изменениям, следует отметить, что у старых самцов он выражен обычно слабее, чем у более молодых. У самок вообще он менее отчетлив.

Ossa frontalia у Bison не достигают задними краями затылочной поверхности черепа. Межроговой валик, свойственный Bos и другим родам быков, у Bison не развит. Зароговая область черепа продолжается назад, так что задние части лобных костей вместе с теменными принимают участие в образовании крыши черепа. Ossa frontalia не участвуют в образовании lamina occipitalis. Затылок выступает назад за роговые стержни. Ossa parietalia лежат сверху в своде черепа, горизонтально к продольной оси черепа. Длина зароговой части черепа составляет 80—85% высоты затылка.

Ossa parietalia не соприкасаются, они разделены os interparietale, поэтому bison принадлежит к интерпариетальному типу.

Затылочный гребень образуется в области шва между ossa parietalia и os supraoccipitale. Он отграничивает свод черепа от затылочной поверхности. Зароговая часть крыши черепа лежит под очень тупым углом к предроговой (лобной), иногда даже служит прямым ее продолжением, не образуя угла (у ранних форм Bison). Дорзальная поверхность зарогового черепа почти под прямым углом отграничивается от затылочной по lamina nuchalis superior. Излом черепа очень мал, а у более древних форм практически отсутствует. Поэтому середина затылочно-теменного гребня (linea nuchalis superior) у ранних Bison находится на уровне лобной поверхности или немного ниже. У более поздних и у современных она немного более опущена.

Вследствие очень малого излома оси черепа очень мал излом основания между basioccipitale и basisphenoideum. В связи с большой шириной мозгового отдела черепа височные впадины широко расставлены, так что расстояние между их задними концами больше ширины между наружными краями condyli occipitalis.

Орбиты у всех Bison трубкообразны. Особенно резко это выражено у самцов. У них орбитальные трубки сильно выступают в стороны из тела черепа. У самок и особенно у молодых трубкообразность орбит слабее. Такое строение орбит связано с сильным оволосением головы и необходимостью выдвижения глаз в стороны. Орбитальные трубки образуются у парнокопытных с большей оволосенностью головы или имеющих рога, требующие вынесения глаз в стороны (передние широкие глазные отростки рогов у Rangifer, изогнутые круто вниз рога Ovibos при большой оволосенности лицевой части головы).

Fossae temporalia у всех Bison узкие (низкие). У B. bison и B. priscus они могут быть настолько узки, что верхний край processus zygomaticus ossis temporalis иногда почти касается нижней стороны основания рогового пенька, расстояние между ними всегда много меньше длины P^2. Задневерхние края fossae temporalia у B. priscus и B. bison в связи с опущенностью рогов располагаются высоко, выше середины роговых оснований. Особенно высоко находятся верхние края теменных впадин у более ранних Bison, у которых почти отсутствует излом оси черепа.

Для B. bonasus свойственна более широкая fossa temporalis, ее самое большое сужение в области верхнего края processus zygomaticus ossis temporalis значительно больше длины P^2. Задневерхний край fossa находится на уровне или лишь немного выше нижнего края роговых пеньков. У самок обычно fossa несколько шире и ее задневерхний край находится на уровне или даже немного ниже основания рогового пенька.

Взаимоотношение костей базальной, мозговой и орбитальной областей черепа у Bison в основных чертах сходно с другими Bovinae, как и расположение нервных и сосудистых отверстий. Basioccipitale у Bison короткая, сильно расширенная в задней части и образует непосредственно впереди condyli occipitalis парные, очень сильно выраженные бугры, охватывающие с внутренней стороны bullae tympani. Бугры разделены

широким, плоским промежутком, идущим от foramen magnum. Condyli occipitalis изменяются по своему строению в зависимости от тяжести головы и способов питания. В передней части вентральной поверхности basioccipitale находятся парные tuberculi pharyngei, захватывающие и заднюю часть basisphenoideum, которая рано срастается у Bison с basioccipitale. Tuberculi pharyngei очень изменчивы по площади, высоте и структуре в зависимости от различной мощности musculus longus capitis.

Bullae tympani вздуты, всегда выдаются вниз из тела черепа значительно ниже нижней поверхности basioccipitale. Величина и объем их, как и длина meatus acusticus, изменчивы у разных форм Bison и разных полов. Они несколько больше у лесных и меньше у обитателей открытых пространств. У самок bullae больше, чем у самцов. Meatus acusticus очень длинный в связи с очень большой шириной затылочной области черепа. У самок он короче наибольшей длины bullae tympani, а у самцов может быть равен (B. bonasus) или даже длиннее (B. priscus и B. bison).

Суставные площадки блока нижней челюсти изменчивы по форме и площади в зависимости от различных типов питания и жевания.

Хоана обширна, но сильно варьирует как по высоте, так и по ширине. У лесных животных и животных умеренного климата (B. bonasus и ранние лесные Bison) она ниже, но шире, чем у обитателей открытых ландшафтов и холодного климата (B. priscus и B. bison). Изменчива также длина и форма allae magnae соответственно высоте хоан.

Лицевой отдел черепа Bison по сравнению с другими Bovinae несколько укорочен. Передние стенки орбит у самцов находятся приблизительно посередине черепа. У самок лицевой отдел несколько длиннее. Весь лицевой череп в общем конусообразный. Ossa nasalia широкие, изменяющиеся по форме у разных видов (см. видовые описания). Наружная поверхность ossa lacrymalia длинная. Она имеет у большинства видов клинообразное сужение в передней части, которое вклинивается между ossa nasalia и ossa maxillaria. Только у B. bison ossa lacrymalia притупленные, более или менее равной ширины по всей длине и не имеют клинообразного отростка спереди. Для Bison, в противоположность другим Bovinae, характерно наличие двух входов носо-слезного канала (foramina lacrymalia). Они располагаются на переднем краю орбиты и разделены большим отростком. На краю орбиты, выше верхнего слезного отверстия, в области шва между лобными и слезными костями, образуется выемка. Подобная же выемка имеется и на местах шва между lacrymale и jugale. Вследствие этого передний край орбиты имеет четыре выемки, разделенные тремя отростками. Только у очень старых самцов верхняя и нижняя выемки могут зарастать вследствие разрастания костей, сильного утолщения края орбиты и образования мелких костных бугорков. Однако следы такого строения переднего края орбиты всегда видны.

Иногда у взрослых самок сохраняется hyatus naso-lacrymalis между передними концами frontalia, задними — nasalia и передневерхним краем lacrymalia. Даже у старых самцов в этой области остается незаросший широкий шов.

На наружной поверхности os lacrymale, в ее передненижней части, присутствует выраженное в той или иной степени небольшое вдавление (fossa lacrymalis).

Ossa intermaxillaria изменчивы по форме у разных видов, в зависимости от разного способа питания и климатических условий (подробности при видовых описаниях). У настоящих травоядов (B. bison, B. priscus gigas) они расширены и несут на передненаружном крае небольшие лопастеобразные выросты. Лесные и лесостепные формы имеют intermaxillarie узкие, без лопастеобразных выростов и спереди округлены. Верхние носовые отростки intermaxillaria у большинства далеко не достигают ossa nasalia. Исключение составляют только Bison bonasus caucasicus и Bison schoetensacki, у которых вследствие низкой носовой полости эти отростки иногда могут достигать nasalia.

Строение ossa maxillaria, их латеральных пластин, варьирует в зависимости от высоты и объема носовой полости (подробно рассматривается при описании видов). Строение нёба, форма allae magnae, хоаны, basioccipitale, tuberculi pharyngei, condyli occipitalis, изменяющихся в. связи с разными пищевыми режимами, климатом, размерами и весом головы и рогов, развитием мускулатуры, поддерживающей голову, а также степенью жесткости кормов и движением нижней челюсти, рассматриваются в описании разных форм Bison.

Рис. 2. Ростральный отдел черепа, вид снизу
а — степной тип, питание травами (Bison priscus gigas); *б* — лесной тип, преимущественное питание древесно-веточными кормами (Bison bonasus)



Нижняя челюсть. В строении нижней челюсти Bison весьма характерны структурные изменения, связанные с разным составом пищи и способом ее добывания. Различная степень испытываемого при пережевывании давления обусловливает высоту pars dentalis. Строение блока различно у разных форм в зависимости от механики растирания кормов, наличия в основном боковых или и переднезадних движений.

Резцовая, симфизарная область, связанная со способом захвата кормов и строением резцеобразных зубов, может быть суженной или расширенной, низкой или высокой у видов, питающихся мягкой или жесткой пищей (см. описание видов). Вообще для Bison свойственны два основных типа. Обитатели открытых степных ландшафтов, пищевой режим которых состоит из жестких кормов, характеризуются высоким дентальным отделом нижней челюсти, способным выдерживать больший нажим при растирании твердой растительности. Челюстной блок обеспечивает как боковые, так и переднезадние движения челюсти; коренные зубы имеют некоторые дополнительные упрочняющие образования, противодействующие стиранию. Симфизарный отдел высокий и расширенный в альвеолярной части; система резцеобразных зубов расширена, коронки отогнуты наружу и вместе образуют широкий ряд для подрезания большего количества травы. Их антагонисты — ossa intermaxillaria спереди широки и несут лопастеобразные выросты на передненаружных краях (B. bison, B. priscus gigas). Резцеобразные зубы (incisivi и canini) несколько подвижные в альвеолах, что предохраняет мягкие поверхности переднего нёба от ранений.

Такой тип нижнечелюстного аппарата свойствен всем настоящим грассифагам из числа Bovinae — Bos primigenius, Bibos gaurus, Poëphagus mutus.

Второй тип строения нижней челюсти характерен для лесных бизонов, питающихся мягкими лесными травами, ветвями, листьями и корой деревьев и кустарников. Для них свойственна нижняя челюсть с низким дентальным отделом и коренными зубами, лишенными упрочняющих образований; симфизирный отдел суженный и низкий. Резцеобразные зубы имеют прямые коронки без отгиба наружу, долотообразные приспособленные для подрезания коры, срезания ветвей и мягких трав. Intermaxillaria узкие, округленные, без лопастеобразных выростов на передненаружных краях.

Возрастные изменения черепа. Для Bison, подобно другим Bovinae, свойственно в процессе онтогенеза сокращение в мозговом черепе зарогового отдела и удлинение лобного. Это выражается в укорочении ossa parietalia и надвигании назад ossa frontalia. В данном случае у Bison, как и у других Bovinae, это связано с увеличением размера рогов и более каудальным положением их на черепе, чем у многих антилоп (Gazellinae, Rupicaprinae). В процессе онтогенеза наблюдается постепенное сокращение париетального отдела. Он относительно много длиннее у новорожденных и принимает заметное участие в образовании крыши черепа. У взрослых животных ossa parietalia резко укорачиваются, превра-

Рис. 3. Нижняя челюсть

а — лесной тип, питание мягкими лесными кормами (Bison bonasus);
б — степной тип, питание жесткими травами (Bison bison)

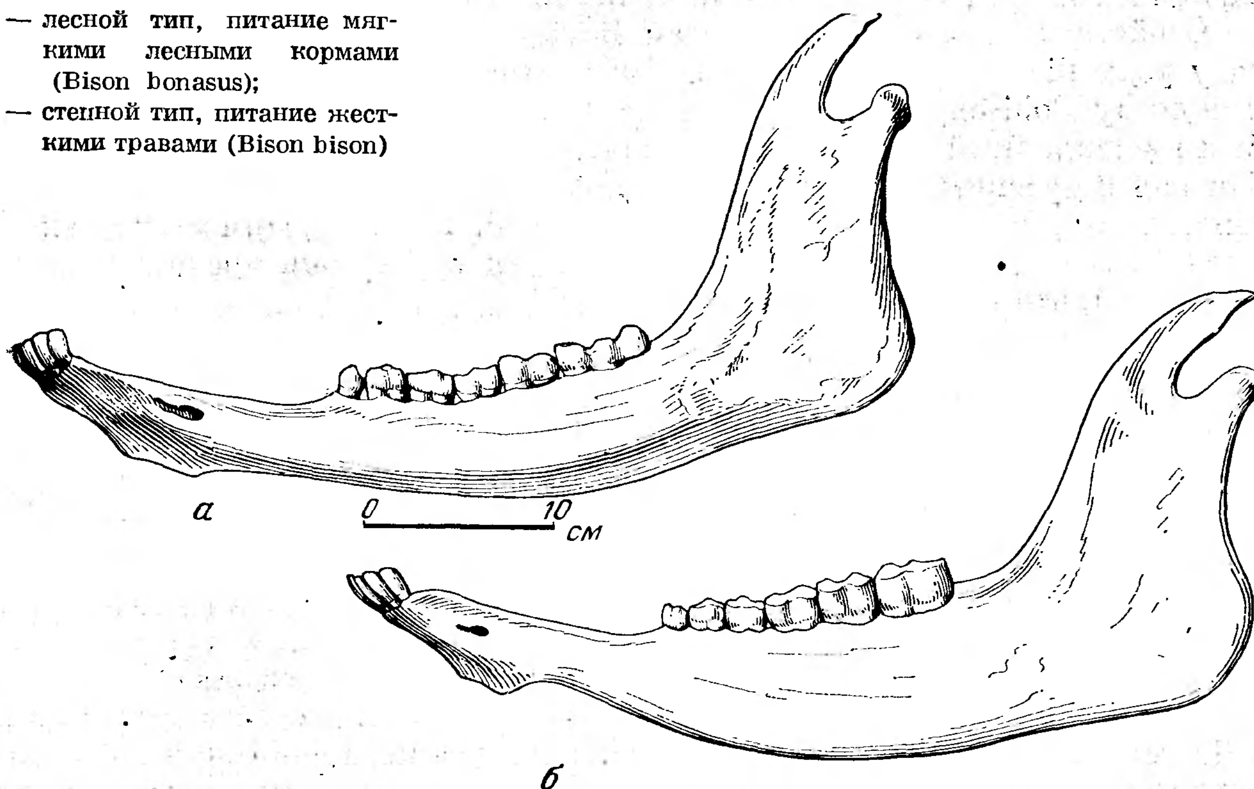
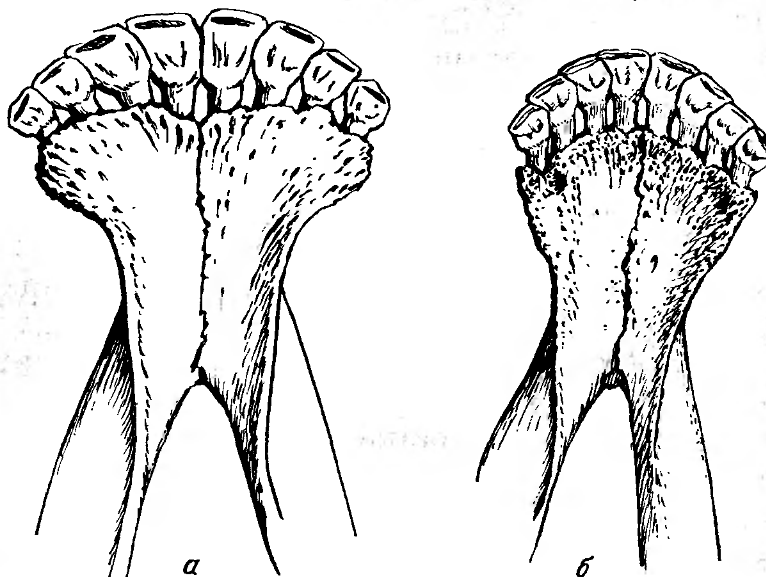


Рис. 4. Симфизарный отдел нижней челюсти

а — степной тип, питание травами (Bison bison);
б — лесной тип, питание древесно-веточными кормами и мягкими лесными травами (Bison bonasus)



щаясь с боков в узкие ленты. Только в середине сохраняется округленно-треугольный выступ (сросшаяся с parietalia os interparietale), вклинивающийся вперед между задними концами frontalia.

Свойственное в филогенезе всем Bovidae сокращение зарогового отдела у рода Bison выражено слабо. Лишь древнейшие формы, относящиеся к подроду Eobison, имеют более широкие височные впадины и несколько более удлиненный париетальный пояс. Однако следует отметить, что у близкой к древним Bison группы Leptobos, несомненно, связанной с ними генетически, зароговой отдел более длинный. Поэтому, хотя мы и не знаем предков Bison, нужно думать, что в этом отношении они проходили такие же стадии, что и другие Bovidae.

В черепах новорожденных бизонов все или почти все кости раздельны. С возрастом происходит постепенное окостенение и зарастание швов. У самок зарастание швов запаздывает по сравнению с самцами. Швы мозгового черепа у самок закрываются после окончания половой жизни и прекращения лактации. Однако следы швов сохраняются часто даже у очень старых самок, особенно на лобной поверхности. В противоположность этому у самцов все швы почти исчезают в шести-семилетнем возрасте. До старости сохраняется только передняя часть среднего фронтального шва, шов между передними концами ossa nasalia и частично швы переднего отдела lacrymalia. Свободными всегда остаются ossa intermaxillaria и nasalia. Последние иногда у самцов частично срастаются с frontalia, но не с maxillaria и lacrymalia. Никогда не происходит срастания скуловых отростков jugalia и squamosum. Видимо, не закрываются также швы височных впадин. Швы небной области (средний между челюстными костями, между челюстными и небными, средний небный и небно-алисфеноидный) также не зарастают.

У новорожденных Bison ossa parietalia соприкасаются своими медиальными краями с interparietale приблизительно на протяжении 16 мм. Впереди этой кости находится родничок (fontanella). Он ограничен с боков ossa frontalia, а сзади interparietale. Вследствие этого parietalia не соприкасаются.

С возрастом зарастание швов происходит в такой последовательности[2]. Первым закрывается шов между ossa parietalia и interparietale. Далее происходит срастание squama occipitalis (supraocipitale) с париетальной областью. Шов этот проходит несколько впереди linea nuchalis superior, на дорзальной поверхности мозгового черепа.

В возрасте около полутора лет происходит сращение basioccipitale с exoccipitalia. Несколько позднее исчезает шов между exoccipitalia по средней линии над foramen magnum. Следующим происходит сращение exoccipitale с pars occipitalis ossis temporalis. Сращение supraoccipitale с exoccipitalia представляет последующую стадию возрастного изменения

---

[2] Последовательность зарастания швов у B. bonasus cavcasicus подробно изучали Н. О. Бурчак-Абрамович и В. И. Наниев [1954], а у Bison bison bison — Shackleton et al. [1975]. Наши исследования в основном дают сходные результаты.

черепа. Приблизительно в это же время исчезает шов между basioccipitale и basisphenoideum.

Значительно позднее происходит сращение basisphenoideum с praesphenoideum, в особенности у самок шов между этими костями может сохраняться до глубокой старости. Поздно зарастает и шов между supraoccipitale и задней, затылочной, частью os temporale (squamosum), у самок много позже, чем у самцов.

Позднее, чем в окципитальной области, окостеневают швы крыши черепа. Когда затылочные швы уже закрыты, начинается зарастание лобно-теменных и среднелобного от области брегмы. Однако среднелобный шов полностью почти никогда не исчезает даже у очень старых самцов, и обычно сохраняется его передняя часть в области nasion. В противоположность этому sutura fronto-parietalis закрывается полностью и может почти бесследно исчезать даже у средневозрастных быков. У самок эти швы сохраняются очень долго, когда molares бывают стерты уже наполовину или на $^{2}/_{3}$ высоты. Брегмальная часть среднелобного шва может иногда зарастать несколько раньше лобно-теменного. У всех Bison среднелобный шов всегда резко зигзагообразный в брегмальной половине и более прямой в передней, идущей к nasion.

Почти одновременно с началом сращения ossa frontalia происходит окостенение швов между ossa locrymalia и jugalia и швов между processus orbitalis ossis frontalis и одноименным отростком os jugale. Немного позднее закрывается шов, соединяющий передний край os jugale с os maxillare. Все сращение швов у самцов нормально полностью заканчивается к 8—9 годам. Сохраняются только швы передней части ossa lacrymalia.

Позднее швов наружной части лобных и слезных костей закрываются швы на внутренних стенках орбит и задний отдел швов челюстных костей. Зарастание швов слезно-верхнечелюстных происходит сверху вниз, а скуло-челюстных в обратном направлении.

У молодых бизонов sulcus supraorbitalis всегда полностью открыт и слабо ограничен. Орбиты не выступают в стороны из тела черепа. С возрастом (особенно сильно у самцов) происходит образование сильно выдвигающихся латерально трубок. Края орбит у молодых тонки и не имеют костных утолщений. У самцов постепенно края орбит сильно утолщаются, образуются костные наросты и бугорки, количество которых с каждым годом увеличивается. У старых самцов орбиты резко трубкообразны, края их очень толсты, несут многочисленные бугорки и шероховатости. Образуется ругозистое кольцо — более широкое, чем основная часть орбитальных трубок.

У самок трубкообразность орбит выражена много слабее, края орбит даже у старых особей мало утолщены и могут иметь только небольшое число мелких бугорков. Молодые самцы до трех-четырех лет по этому признаку сходны с самками. Все гребни и шероховатости, служащие для прикрепления мышц, на черепах новорожденных бизонов почти отсутствуют или слабо намечаются. Постепенно они становятся отчетливее и наибольшего развития и мощности достигают у взрослых и старых сам-

цов в связи с образованием больших рогов и общим утяжелением головы. Особенно мощны эти образования у вымерших форм Bison, имевших огромные рога. У самок все гребни развиты значительно слабее даже во взрослом состоянии.

Очень большим индивидуальным колебаниям подвержен рельеф дорзальной поверхности черепа. У новорожденных он выпуклый и гладкий, без впадин и бугров. С возрастом лобная поверхность может приобретать различную форму рельефа.

Половые различия черепа. Черепа самцов более массивны, имеют приблизительно равную длину мозгового и лицевого отделов, так что расстояние от переднего края орбит до переднего конца ossa intermaxillaria приблизительно равно расстоянию от переднего края орбит до заднего края черепа. У самок и молодых самцов лицевой отдел обычно заметно больше мозгового.

Черепа самок долго сохраняют ювенильные черты. Половые различия новорожденных и телят до полугодовалого возраста в черепе не всегда ясно выражены. Молодые самцы до полутора лет во многом еще сходны с самками по строению черепа.

В общем, у самцов череп всегда значительно крупнее, чем у самок по абсолютным размерам. Так, у B. bonasus caucasicus основная длина черепа самцов колеблется в пределах 445—485 мм, самок — 420—450 мм; анатомическая мозговая ось самцов 224—237 мм, самок — 198—214 мм. Пропорционально такие же различия имеются и у всех других форм Bison.

Орбитальные трубки у самцов резко выражены, у самок даже в старом возрасте они слабы. Череп самцов значительно шире, чем у самок. Индекс отношения ширины лба к основной длине черепа у самцов B. bonasus caucasicus 66,5—70,3; у самок — 56,8—63,8; индекс наименьшей ширины лба самцов 52,2—56,6; самок — около 46,5; индекс наибольшей ширины затылка самцов 51—53,5; самок — 42,5—49. Пропорционально эти отношения у длиннорогих Bison priscus и широколобных Bison bison выражены еще более резко.

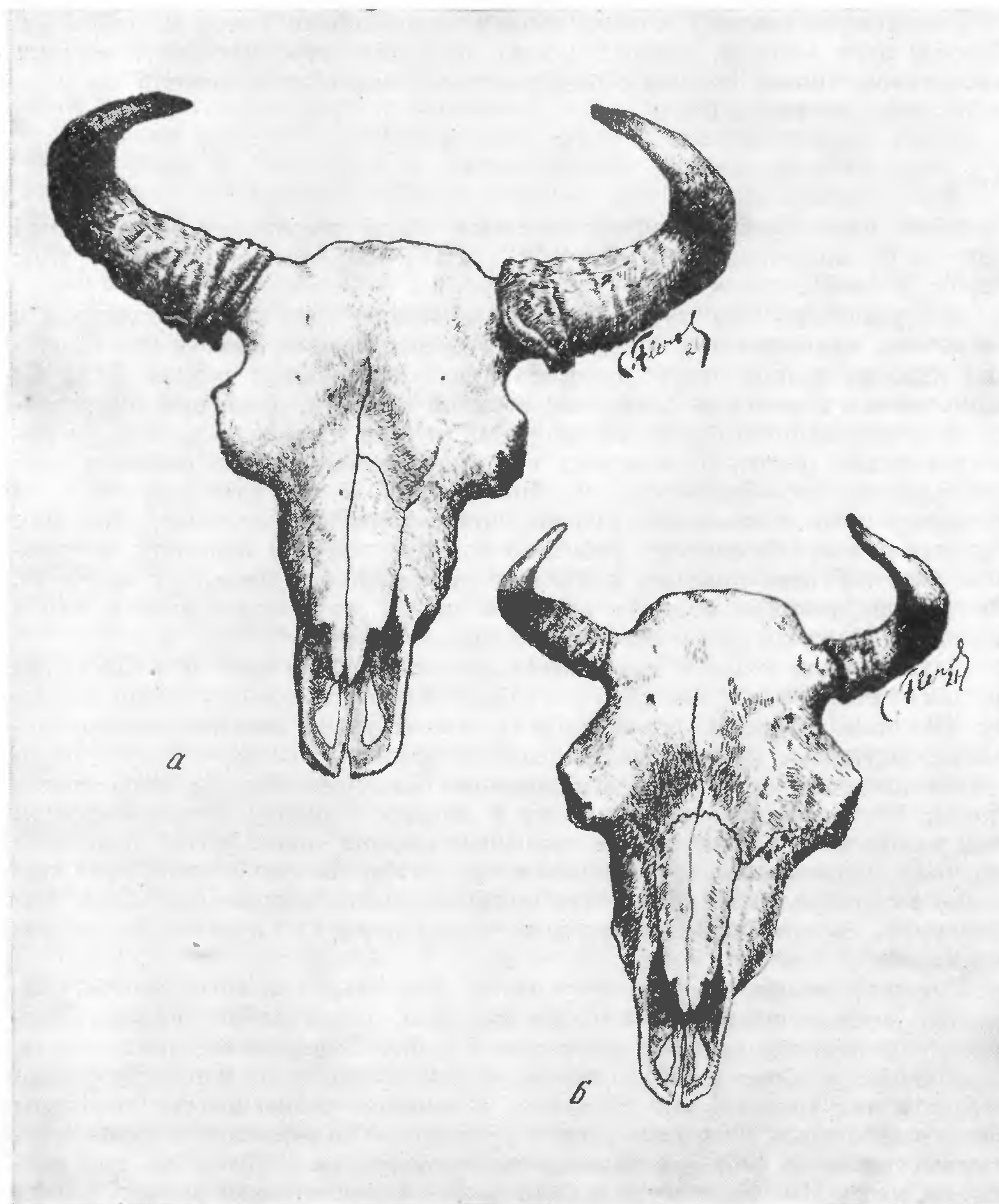
В связи с очень большой шириной затылка у всех Bison meatus acusticus длинный; у самцов он приблизительно равен наибольшей длине bulla tympani (без переднего processus muscularis); у самок его длина меньше длины bulla. Fossa temporalis у самцов своим задним краем лежит несколько выше (у B. bonasus bonasus) или на уровне (B. bonasus caucasicus) нижнего края основания рогового отростка, а у самок всегда на его уровне или ниже.

Роговые стержни самцов значительно толще и длиннее, чем у самок, и обычно несколько уплощены при основании, а у самок и молодых самцов округлого сечения. Базальный воротничок у самцов сильно выражен, у самок очень слабый или даже отсутствует.

Скиннер и Кайзен [Skinner, Kaisen, 1947] приводят такие цифровые данные для различия черепов самцов и самок. Черепа самок по сравнению с черепами самцов имеют на 9% меньшую базилярную длину;

Рис. 5. Черепа Bison bonasus

а — самец Bison bonasus caucasicus; *б* — самка Bison bonasus bonasus



на 26% меньшее расстояние между концами роговых стержней; на 40% меньшую длину стержней по верхнему изгибу; на 37% меньшую окружность стержней, на 36% меньший поперечный диаметр стержней и на 18% меньшую ширину черепа между основаниями рогов и орбитами. Данные этих авторов, основанные на изучении огромных американских материалов, вполне сходны с результатами наших исследований по европейским и азиатским Bison.

Зубы

Подобно всем Bovinae, зубная система Bison выражается следующей формулой: молочные зубы $I^0/_3$; $C^0/_1$; $Pd^3/_3=20$; постоянные $I^0/_3$; $C^0/_1$; $PM^3/_3$; $M^3/_3=32$.

Все резцеобразные зубы (incisivi и canini) несколько подвижны в альвеолах, что связано с отсутствием верхних резцов. Так как антагонисты нижних резцов отсутствуют, то при закрепленных резцах была бы возможность поранения слизистых верхней челюсти, даже при совершенно отличном действии резцов у жвачных от всех других копытных, имеющих верхние резцы. У жвачных система нижних резцов работает, как скребок при соскабливании лишайников, как долото при подрезании и сдирании коры и как ножи при срезании травы. У копытных, имеющих верхние резцы, обе системы работают как кусачки или ножницы, срезающие пищу. Такова причина подвижности резцов в альвеолах у жвачных. Они имеют длинные корни и длинную шейку, скрытую в деснах, что и позволяет им сохранять некоторую подвижность.

Захват пищи у Bison происходит при помощи языка и подрезания резцами. Резцы тех форм Bison, которые питаются травянистыми кормами (B. bison bison, B. priscus gigas), имеют резко несимметричные коронки, наружные края их расширены латерально. Вследствие этого образуется широкая система для подрезания одновременно большой массы травы. В противоположность этому у лесных бизонов, пищевой режим которых состоит в основном из древесных кормов, коры, ветвей и листьев деревьев и кустарников, с меньшим процентом мягких лесных трав, коронки резцеобразных зубов почти прямые, долотообразные, способные выдерживать большой нажим при подрезании коры (B. bonasus, B. priscus athabascae).

Коронки резцов в схеме треугольны, несколько загнуты внутрь. Наружная, губная поверхность слегка выпукла, эмаль слабоструйчата, с возрастом становится гладкой от трения о губы. Внутренняя, лингвальная, поверхность в общем слабо вогнута, на ней проходят от коры к вершине зуба два или три валика. Молодые, нестертые резцы имеют вершины выпуклые, острые. Стирание резцов происходит от вершины к корню преимущественно за счет лингвальной поверхности, но у Bison не так скошенно, как у Bos. Поэтому у старых особей Bison коронки резцеобразных зубов оказываются стертыми почти до корня и с губной, и с лингвальной стороны.

Ширина коронок резцеобразных зубов у B. bonasus почти равна у всех зубов от I_1 до С. Высота же довольно значительно разнится и постепенно уменьшается от I_1 к С. Высота коронки I_1 приблизительно на $^1/_4$ больше, чем у С. Вследствие этого получается дугообразно изогнутый общий край всей системы.

У степных бизонов, грассифагов, ширина коронок заметно уменьшается от I_1 к С, так что ширина коронки I_1 почти на $^1/_3$ больше ширины С.

Коронки молочных резцеобразных зубов у новорожденных имеют не треугольную, а округлую в схеме форму. Только средняя пара (I_1) округленно треугольная. Общая система всех резцеобразных зубов у Bison bonasus и B. bison четко разнится с самого раннего возраста. У B. bison она заметно шире и более развернута.

Нормально телята Bison рождаются с полной системой резцов и клыков. Иногда несколько задерживается I_3 и С, которые могут прорезаться на 2—6-й день после рождения, а у слабых телят даже еще позднее.

Смена на постоянные резцы происходит приблизительно в следующем возрасте: I_1 — к двум годам; I_2 — в два с половиной года; I_3 — в три года. Клыки сменяются в 4 года.

Для современных Bison в строении P_4 характерна тенденция к моляризации. Этот зуб последним завершает формирование зубной системы нижней челюсти. M_3 сформировывается несколько раньше P_4. У современных Bison P_4 имеет маленький средний лабиальный вырост корня, отсутствующий у ранних форм Bison. Этот вырост помещается лабиально между передним и задним основными выростами корня и имеется у большинства современных Bison (приблизительно у 90%), но отсутствует у 95% ранних. На Pd_4 этот средний вырост корня присутствует у всех Bison — как современных, так и ранних. У ныне живущих Bison коронки P_4 имеют метаконид более высокий, чем протоконид. У древних отношение обратное: метаконид ниже протоконида. Основание метаконида у современных Bison расширенное и простирается дальше назад, чем у ранних. Лингвальная складка между энтоконидом и метаконидом у ранних открыта. У современных заднее расширение метаконида, образующееся в результате уменьшения высоты лингвальной складки, эта складка закрывается при стирании зуба на высоте половины или $^2/_3$ коронки и образует глубокую заднюю фасетку на P_4. Такое строение бывает четко видно на зубах старых индивидуумов B. priscus, когда вследствие стирания эта фасетка выходит на жевательную поверхность коронки.

У ныне живущих Bison на метакониде обычно присутствует метастилид, которого нет у ранних Bison priscus.

В своем историческом развитии коренные зубы бизонов претерпевали различные изменения. Для ранних Bison свойственна слабая в отношении противодействия стиранию зубная система. Зубы лишены приобретаемых многими формами, впоследствии дополнительных упрочняющих образований. Эти изменения связаны с переходом некоторых поздних Bison на более плотные корма.

Верхние коренные зубы ранних Bison укороченные, квадратные, имеющие выпуклые передние и задние стенки. Задненаружный вертикальный гребень на M^3 направлен наружу. M^3 подобен M^2.

Нестертые коренные Bison имеют суживающиеся от основания к жевательной поверхности коронки. Верхние части коронок всегда бывают значительно у́же, чем основание, поэтому жевательная поверхность на молодых зубах узкая и удлиненная. Верхние коренные голотипа Bison sivalensis стерты, их основания широкие и короткие, имеющие форму, сходную с коренными B. schoetensacki lagenocornis. У более поздних Bison основания коронок удлиненные — длина больше ширины. С расселением в миндель-рисское время некоторых популяций бизонов в открытые лесостепные и степные ландшафты и связанной с этим сменой пищевого режима происходит и некоторое изменение строения зубов. Появляются описанные адаптации резцов, моляризация P_4 и некоторые усложнения коренных. Все ложнокоренные и коренные увеличиваются в размерах, увеличивается несколько и высота их коронок и корней. У бизонов открытых местностей M^2 приобретает резкий средний наружный гребень, проходящий от вершины до основания коронки. Он сильно выступает до уровня переднего гребня задней колонки зуба, или иногда сильнее него. M^3 имеет при основании коронки на задненаружном гребне разрастание в виде дополнительной колонки или сам гребень в основной части сильно увеличен и загнут вперед, образуя карман. M^3 несет более сильно развитый талонид, часто лишь немного меньший основных колонок. Все это усложняет жевательную поверхность, делая ее более прочной при растирании жестких травянистых кормов, вместе с которыми на зубы попадает земля, особенно способствующая стиранию зубов.

В общем, следует сказать, что ложнокоренные и коренные зубы Bison по своему строению очень близки к зубам Poëphagus и Bos и не всегда могут быть от них отличимы. Вполне или почти вполне сходно с Bos протекает и смена молочных ложнокоренных зубов на постоянные и прорезание коренных и приблизительно в те же сроки.

Некоторые различия в строении зубов между разными формами Bison приводятся при описании видов и подвидов.

Зубы самок Bison всегда относительно меньше по размерам, чем зубы самцов Так, длина M^3 у самцов B. priscus mediator колеблется в пределах от 32 до 43 мм, у самок же не бывает больше 28—29 мм; P_3 у самцов имеет длину 18—22 мм, а у самок не больше 16 мм; длина M_3 у самцов 45—50 мм, у самок не превышает 37—39 мм. Пропорционально и у всех других форм Bison различия в величине зубов самцов и самок такие же.

Роговые стержни и чехлы и их половые и возрастные изменения

У Bison самцы имеют длинные роговые стержни (костные выросты лобных костей) и относительно их короткие роговые чехлы [Flerow, 1969]. Роговые стержни входят глубоко в роговые чехлы, приблизительно на $^2/_3$ чехла, так что чехол длиннее стержня лишь на $^1/_3$. У коров роговые стержни обычно короткие, а роговые чехлы длинные: стержень занимает всегда около $^1/_3$ длины чехла, чехол на $^2/_3$ длиннее стержня. Такое соотношение размеров свойственно и современным видам и вымершим. Резка разница в длине стержней и чехлов у самок и самцов и у B. priscus. У них длина стержней самок иногда составляет $^1/_4$ длины рогового чехла, а у быков достигает $^5/_6$. У молодых коров Bison priscus иногда стержни бывают довольно длинные, но они очень тонки и слабы и могут занимать даже несколько больше $^1/_2$ длины чехла. Однако с возрастом стержни укорачиваются.

У очень молодых животных стержни почти гладкие, пористые, рыхлые, с хорошо развитыми сосудистыми отверстиями. С возрастом и ростом стержней в длину образуются продольные борозды и гребни — «рельсы», по которым происходит сползание нарастающего при основании рогового чехла, который сдвигается вверх по мере роста вершины стержня. Количество сосудистых отверстий сокращается в основной части стержня, костное вещество становится плотным.

Концевая часть всегда округлого сечения, слабо изогнутая вверх; сверху может быть слабо уплощена. Продольные борозды и гребни («рельсы») снизу широкие, в концевой части они отсутствуют. Сверху борозды узкие, с резко заостренными перегородками, доходят до конца рога. На дистальной половине рога сосуды сверху выходят наружу и лежат в каналах, на проксимальной проходят главным образом в теле рогового стержня. Особенно сильно кровеснабжение в концевой части в области интенсивного роста стержня. В остальных частях снабжение слабее, так как здесь происходит только увеличение толщины. Верхняя поверхность часто покрыта каналами сосудов, из которых средний, самый крупный, достигает вершины. Основной пучок сосудов выходит на поверхность стержня у взрослых самок не посередине длины стержня, как у самцов, а в начале основной трети.

Роговой чехол, нарастая в основании, сдвигается по «рельсам». Самая молодая часть стержня — его вершина, самая молодая часть чехла — его основание.

Полости у молодых занимают все тело стержня до вершины (до 1 года). Потом они постепенно отодвигаются к середине. От года до двух полости занимают последовательно приблизительно $^3/_4$ и $^2/_3$ стержня, у взрослых — половину и даже меньше. У самцов полости всегда обширней, чем у самок. Полости эти соединены с полостями лобных костей и представляют их продолжение. Функционально роговые полости

связаны с облегчением веса рогов, но так как полости пересечены костными трабекулами, то прочность роговых стержней не ослабевает.

У самцов роговые стержни несколько уплощены вертикально в проксимальной половине, дистальная же половина имеет округлое сечение.

Иногда уплощенность бывает очень сильной. Так, у бизонов из Таубаха (позднеплейстоценовые Bison priscus mediator) такие отношения: вертикальный диаметр при основании 103—106 мм, горизонтальный диаметр 130—150 мм. У самок до старости и у молодых самцов до 2—3-летнего возраста стержни округлые. У взрослых животных происходит ясное разделение роговых стержней на основной пенек, проксимальную часть, непосредственно прилегающую к лобным костям, имеющую гладкую поверхность, не покрытую роговым чехлом и собственно роговой стержень, отделенный от пенька жемчужным венчиком.

Жемчужный венчик находится на том месте, где происходит образование рогового вещества чехла рога. Он представляет собой расположенный кольцом вокруг основания собственно стержня ряд бугорков, выше которого поверхность стержня несет сосудистые питательные канальцы и отверстия (foramina nutricia) и продольные валики и борозды. У молодых животных этого венчика не образуется. У взрослых степень его развития подвержена большим индивидуальным и возрастным изменениям. У самок он всегда развит слабее, чем у самцов.

Роговые стержни самцов всегда значительно длиннее и толще, чем у самок. У Bison bonasus обхват основания рогового стержня над венчиком колеблется у самцов от 195 до 250 мм, у самок 130—168 мм. Особенно велика разница обхвата у Bison priscus: у них обхват у самцов может достигать 350—360 мм, тогда как у самок он не бывает больше 170 мм.

У очень старых животных прекращается рост стержней в длину. Происходит стирание роговых чехлов и частичная резорбция вершин костных стержней, поэтому стержни становятся короче, тупее и полости приближаются к концу стержня. Сосудистые отверстия у очень старых животных заметно уменьшаются в числе в связи с ослаблением кровоснабжения и окончания роста рогов в длину.

После прекращения роста рогов сосуды, снабжающие кровью стержни, отмирают, и их отверстия и сами каналы в стержне закрываются. Нормально это происходит одновременно с окончанием половой деятельности.

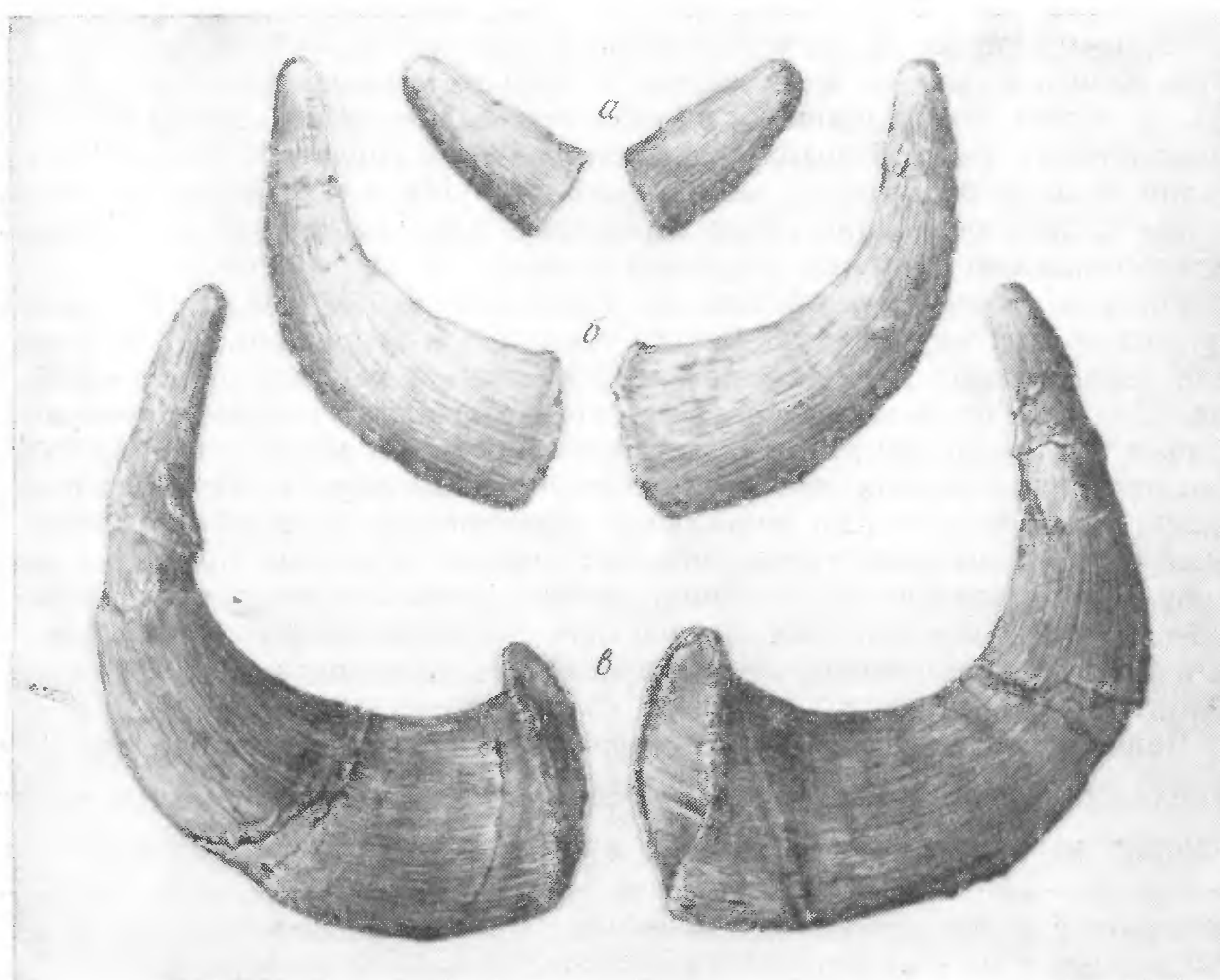
Роговые чехлы. Роговые чехлы у молодых приблизительно до 2,5-летнего возраста имеют черную матовую поверхность, продольно исчерченную мелкими трещинками. Это связано с ростом и увеличением объема рогов, когда чехол с ростом постепенно расширяется от основания к концу. Впоследствии чехлы приобретают гладкую блестящую черную поверхность; этот процесс происходит от конца чехла к основанию. Нужно полагать, что у Bison вначале роговые чехлы, подобно многим другим Bovidae, покрыты гиалиновым слоем, который с возрастом постепенно стирается и заменяется настоящим роговым веществом.

Вначале роговые чехлы тонкие, не имеющие в основной части поперечных валиков и борозд, следов годичного нарастания. В дальнейшем роговые чехлы сильно утолщаются и приобретают упомянутые валики и борозды. У старых экземпляров они могут занимать половину всей поверхности рога и даже больше, так что только концевая половина остается гладкой и блестящей. Даже у длиннорогих Bison годичные кольца нарастания видны почти на всей основной половине чехла. Однако при очень интенсивной работе рогов чехлы могут сильно отшлифовываться и частично терять основной рельеф.

Толщина рогового вещества у разных видов бизонов подвержена большим изменениям. Наибольшей мощности она достигает у северных форм Bison priscus (B. priscus crassicornis, B. priscus occidentalis и B. priscus athabascae), она значительно тоньше у южных Bison bonasus и Bison bison. У первых толщина рогового слоя у быков в основной части рога может достигать 30 мм и более. У Bison bison и Bison bo-

Рис. 6. Роговые чехлы самцов Bison bonasus bonasus

а — годовалого; *б* — двухгодовалого; *в* — трехгодовалого



nasus она почти никогда не превышает 15 мм. Рога самцов всегда много массивней, чем у самок, но толщина рогового вещества пропорционально сохраняется и у самок. Роговой слой у самок Bison priscus crassicornis очень толст, причем он сохраняет большую толщину (до 30 мм) на протяжении всего стержня, тогда как у самцов в дистальной половине костного стержня роговой чехол становится тоньше, чем при основании. У самок Bison bonasus роговой слой и при основании не более 10 мм. Вершина рогового чехла выше конца костного стержня всегда состоит из сплошного плотного рогового вещества.

У самцов рога изогнуты всегда значительно меньше, чем у самок, у которых они часто загибаются внутрь, так что концы их близко сходятся, во многих случаях асимметрично. У старых животных, одинаково у самцов и у самок, после окончания половой деятельности роговые чехлы постепенно теряют свой блеск и черную окраску, концы их стираются, а у самцов резко притупляются. Роговое вещество растрескивается, начинает шелушиться и почти не регинерирует.

У Bison подобно всем полорогим в течение жизни происходит одна частичная смена роговых чехлов. Нарастание нового (постоянного) чехла происходит под первым (молодым) чехлом непосредственно на роговом стержне. У самцов нарастающие новые рога прободают концы чехлов молодых рогов. Поэтому у самцов в возрасте 10—11 лет рога имеют специфический вид, на верхней части выступает конец, как из воротника [3]. У самок смена происходит несколько иначе. Нарастающий новый (постоянный) роговой чехол сталкивает первый (молодой) чехол. Поэтому не бывает прободения конца молодого рога постоянным, но часто можно видеть рога коров, как бы одетые один на другой — нарастающий постоянный сталкивает молодой чехол.

Роговые чехлы параллельно со стиранием зубов дают возможность определить индивидуальный возраст. Чехлы при основании, как уже сказано выше, имеют годичные кольца нарастания, как и у домашних быков. Для плейстоценовых Bison по роговым чехлам можно проследить возраст до 20—25 лет у животных, имеющих очень сильно стертые зубы. При этом надо сказать, что начальные годичные кольца при росте рогов сильно растягиваются, на дистальной половине рога зашлифовываются и бывают с трудом различимы. Они выявляются отчетливо только на распилах и при шлифовке. В общем, индивидуальный возраст на основании исследования роговых чехлов для плейстоценовых Bison, как и для современных, может быть прослежен в отдельных случаях до 50 лет.

Наибольшей длины роговые стержни самцов достигают ко времени начала стирания $M\frac{3}{3}$. Стержни сначала длинны и тонки, с возрастом их толщина и массивность постепенно увеличивается. У молодых стержни,

[3] Подробный разбор процесса замены молодых рогов на взрослые у зубров сделали Мор [Mohr, 1965] и О'Гара и Матсон [O'Gara, Matson, 1975].

а соответственно и роговые чехлы, растут быстро, концы их острые, поэтому и кольца годичного нарастания чехлов широкие, без глубоких разделяющих борозд. У более старых животных они становятся у́же в связи с замедлением, а затем прекращением роста стержней в длину. Однако нарастающая масса рогового вещества ежегодно сохраняется, поэтому и годичные кольца, делаясь более короткими, становятся более толстыми, и этим объясняется большая толщина рогового вещества в проксимальной части рогов. Все это дает возможность определять индивидуальный возраст бизонов, который также может быть определен по притуплению вершины рогового стержня вследствие его частичной разорбции, а также по характерному изменению вершины рогового чехла. описанного выше.

Форма рогов значительно разнится у разных видов бизонов, не говоря уже о длине рогов, которая может изменяться у взрослых быков от 30—35 см (по наружной кривизне) до 1150 см у гигантских длиннорогих форм. Изгиб тоже подвержен изменениям как у ныне живущих, так и у вымерших бизонов. У многих образуется спиральный изгиб, всегда более ясный у самок, у которых вообще рога изогнуты сильнее, чем у самцов.

Наиболее слаб изгиб рогов у Bison bison, у которого рога самцов изогнуты в одной плоскости почти без спирали. Коровы Bison bison имеют рога с более ясно выраженной спиралью, но также относительно слабо изогнуты, концы их направлены вверх и несколько внутрь и всегда широко расставлены. У молодых самцов Bison bison 1—2-летнего возраста рога очень слабо изогнуты, почти прямые, направлены концами вверх и в стороны. Изгиб у них образуется к трем годам. У лесного бизона (Bison priscus athabascae) кривизна рогов значительно бо́льшая, с более отчетливой спиралью даже у самцов и с загибом вершин слегка внутрь. Еще более сильный изгиб с четкой спиралью имеют рога Bison bonasus bonasus, у которых концы всегда загнуты сильно внутрь. Исключение у зубров составляют только очень старые быки с сильно стертыми роговыми чехлами, когда практически почти вся концевая четверть рога стерта. Рога зубриц очень сильно изогнуты спиралью, концы их загнуты резко внутрь и близко сходятся.

Наиболее сильный изгиб рогов имеют кавказские зубры (Bison bonasus caucasicus). Даже у самцов рога отчетливо спиральные, так что концы их загнуты внутрь и назад. Особенно велик изгиб у кавказских зубриц. У них рога изгибаются резко наружу, потом вверх, внутрь и назад, причем концы очень близко сходятся асимметрично, иногда почти достигая средней линии лба.

У современных Bison роговые чехлы самок относительно длинные, иногда по длине превосходящие чехлы у быков. У вымерших длиннорогих бизонов (Bison priscus priscus, B. priscus crassicornis, B. priscus gigas и др.) рога коров значительно короче, чем у быков — в 2, иногда в 3 раза. Они всегда сильнее изогнуты спирально (как у Bison bonasus bonasus) и очень сильно отличаются от рогов самцов по толщине, концы

их направлены внутрь и назад. Если у Bison priscus crassicornis толщина рогов самцов при основании достигает 120—130 мм, то у коров диаметр этот редко бывает больше 70—80 мм.

Копыта

Поверхность рогового вещества у новорожденных матовая, но очень быстро, в течение первой недели жизни становится гладкой и блестящей. Окраска черная. Сначала поперечные валики и борозды нарастания, как и на рогах, присутствуют только в проксимальной части. Далее с возрастом они распространяются на все копыто и сохраняются до старости.

Волосяной покров

Большая оволосенность передней части, характерная для всех Bison, представляет защитное приспособление от холода и ветров. Все бизоны поворачиваются головой против ветра. Оволосенность бывает большая у тех форм, которые живут в открытых местностях, где животные подвергаются большему воздействию ветров — холодных зимой, теплых и пыльных летом. Поэтому у лесных Bison bonasus, обитающих в умерен-



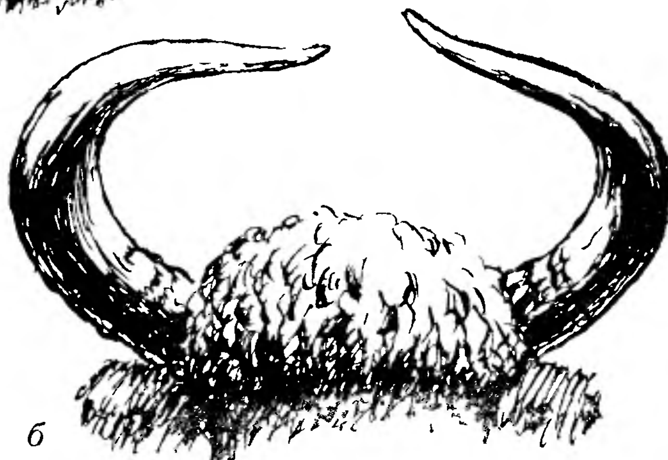


Рис 7 Рога зубриц
а — Bison bonasus bonasus
б — Bison bonasus caucasicus

ном климате, оволосенность переда много слабее, чем у степных Bison bison. Вместе с тем у обитателя суровых северных областей, таежной зоны Канады Bison priscus athabascae общее оволосение больше, чем у зубра, но нет столь резкой разницы в волосяном покрове переда и зада тела, как у Bison bison. Для лесного бизона, кроме того, характерно присутствие подвеса на нижней стороне туловища в зимнем меху. Особенно сильно этот подвес был развит у вымерших Bison priscus occidentalis, населявших северо-восток Сибири, Аляску и часть Канады в конце плейстоцена, в холодное время последнего оледенения.

Существует тесная связь между оволосением головы и трубкообразностью орбит. У форм с наиболее сильно развитым волосяным покровом головы орбиты особенно резко трубкообразны (Bison bison). Вместе с тем у самок и молодых самцов, у которых слабее выражено удлинение волос на лбу («челка»), орбиты слаботрубкообразны. Так как древние, среднеплейстоценовые Bison priscus все имеют очень сильно выраженные орбитальные трубки, нужно полагать, что и волосяной покров головы был очень велик [4].

Следующая общая для Bison закономерность в развитии волосяного покрова — это наличие и разная степень курчавости. Наиболее сильно она выражена в обитателей густых лесов и рас, живущих в суровых климатических условиях. Особенно сильна она у Bison bonasus caucasicus — жителя горных лесов, часто с густыми зарослями подлеска. У равнинных беловежских зубров (Bison bonasus bonasus) курчавость может быть иногда только на задней части тела и всегда значительно слабее выражена.

У канадского лесного бизона (Bison priscus athabascue) и позднеплейстоценовых Bison priscus occidentalis — жителей очень суровых северных условий волосяной покров курчавый на всем теле, но курчавость у них иного характера, чем у кавказских зубров — завитки более крупные и не столь крутые.

Экологическая характеристика и экстерьер

Все морфологические особенности разных видов Bison отчетливо обрисовывают их в отношении специфики тех ландшафтов, в которых они обитают. Все Bovinae первоначально были обитателями лесов, лесостепей, чередующихся с луговыми участками и прибрежными зарослями, в отличие от большинства антилоп — настоящих степных обитателей. Исключение составляют только степной бизон и як — резко специализированные формы. Весь экстерьер быков, тяжеловесных, не приспособленных к быстрому бегу, показывает, что они не степные животные, в противоположность антилопам и лошадям — классическим обитателям открытых пространств, о чем писал еще Грегори [Gregori, 1912].

---

[4] Об этом см. Флеров [1932, 1965] и Guthrie [1966].

Все Bovinae в отношении своей стационарной принадлежности близко примыкают к оленям (Cervidae) — обитателям лесов (прерываемых открытыми пространствами), кустарников речных прибрежий и болот. Их нет в обширных сплошных лесных массивах. Подобно оленям многие из современных быков могут быть названы животными, населяющими горные районы (зубр, гаур, як, частично бизон), но это всегда местности, поросшие древесной или кустарниковой растительностью. Як в этом отношении представляет единственное исключение как обитатель открытых нагорий Тибета. Местообитания многих Bovinae определяются наличием водоемов (буйволы). Однако следует сказать, что буйволы как по своей морфологии, так и по имеющимся данным об их палеонтологической истории стоят особняком от всех остальных Bovinae. Вне всяких сомнений, буйволы ведут свое начало от совершенно иных древних жвачных (антилоп?), чем другие быки.

Зубр возник и всегда существовал как настоящее лесное животное [Флеров, 1932]. Весь ареал его распространения целиком связан с лесом, низким снеговым покровом и относительно мягким климатом. Ошибочное представление об обитании зубра в степях юга, на Украине и на Дону объясняется весьма просто. Зубр никогда не жил в самих степях, а населял пойменные леса по Дону, Днепру и их притокам, а также многие ныне уничтоженные леса в северной половине бассейнов этих рек.

В начале нашего тысячелетия огромные массивы смешанных и широколиственных лесов зеленым покровом одевали территорию Южной и Западной Европы и восточный Кавказ. Постепенно, с проникновением все дальше и дальше человека, а следовательно, цивилизации, с развитием хлебопашества, культурного садоводства сокращались лесные участки, а вместе с ними сокращался и ареал распространения зубров.

Все эти леса были еще в XVIII в. очень обширны и даже сейчас в низовьях Днепра на юг от Каховки сохранились большие площади, занятые пойменными лесами. Понятно, что в начале нашего тысячелетия леса эти были очень широко распространены и подверглись резкому сокращению под действием нахлынувших кочевников.

На Дону еще в 1709 г. были зубры. Совершенно такое же уничтожение лесов произошло в Монголии, где огромные площади можжевеловых и других лесов были истреблены ордами Чингизхана. Почти безлесный ныне восточный Кавказ (восточный Дагестан) еще 100—200 лет назад был хорошо облесен.

Все это объясняет нахождение зубра в «степной» зоне и относительную редкость и спорадичность обнаружения там его остатков по сравнению с настоящими степными животными. Так как в лесах копытные не живут огромными стадами, понятно, что и захоронялись они в гораздо меньшем количестве, чем степные.

В то время как черепа и кости скелетов давно вымерших первобытных бизонов (B. priscus) были найдены на юге везде и в большом количестве, остатки короткорогих настоящих B. bonasus очень редки. Относительную спародичность нахождения костных остатков B. bonasus также

можно объяснить тем, что зубр исчез из мест своего коренного обитания относительно недавно, следовательно, черепа и кости скелетов не захоронялись, а лежали на или почти на поверхности и были уничтожены при заселении и распахивании огромных площадей Южной и Западной Европы.

Кроме того, надо иметь в виду, что в лесных зонах тафономические условия неблагоприятны, поэтому и захоронения там позвоночных очень бедны и редки. Окончательное, а в некоторых местах полное истребление лесов[5] привело к тому, что зубр вообще перестал существовать как «дикое» животное. В наши дни чистокровные Bison bonasus в «свободном» состоянии сохранились лишь в нескольких заповедниках (Беловежская Пуща, Приокско-Террасный заповедник, Окский и некоторые другие), где, кстати сказать, они влачат весьма печальное существование (исключая Беловежскую Пущу), и можно опасаться, что если в самое короткое время не будет уделено серьезное внимание делу сохранения поголовья, то в недалеком будущем чистокровные зубры вообще исчезнут.

В противоположность зубру, характерному представителю смешанных и широколиственных лесов Южной и Западной Европы и Кавказа, с относительно мягким климатом и низким снеговым покровом, лесной бизон (Bison priscus athabascae) обитал в очень суровых условиях таежной части центральной Канады. В области его обитания присутствует вечная мерзлота, очень низкие среднегодовые и особенно зимние температуры. Растительность типичная для зоны северных хвойных лесов.

Видимо, более пластичным в отношении ландшафта был древний Bison priscus. Вне всяких сомнений, гигантские длиннорогие формы Азии и Америки населяли открытые степные или лесостепные области. Но в то же время бизоны, жившие в Сибири и Канаде, занимали местности не только разорванных лесов и прибрежных зарослей, но и таежные пространства. Для них были характерны условия, в которых живет и их ныне живущий прямой потомок — лесной бизон Bison priscus athabascae. Он обитает в районе, где в суровых климатических условиях, среди таежных лесов и сфагновых болот имеются небольшие степные участки, видимо, приближающиеся по своему характеру к тем холодным лесостепям, которые были широко распространены в Сибири и Канаде в конце плейстоцена и раннем голоцене.

Особняком от остальных бизонов стоят в отношении их экологической приуроченности горные формы — B. bonasus caucasicus, B. bonasus hungarorum и B. bison oregonus, населявшие горные леса.

[5] Сохранившиеся в настоящее время большие площади, занятые пойменными лесами в низовьях Днепра, на юг от Каховки, уже в значительной степени потеряли свой «первобытный» облик и служить местом вольного обитания зубров не могут.

Некоторые общие сравнительные данные по экстерьеру разных видов Bison

Весь скелет Bison bonasus легче, не столь массивен, как у Bison bison. Длина позвоночника и его отдельных частей у обоих видов одинакова. Шейные позвонки у Bison bison значительно массивнее, отростки широкие, имеют сильно развитые шероховатости и бугры для прикрепления мощной мускулатуры; верхний отросток VII позвонка вдвое длиннее, чем у Bison bonasus. Шея у Bison bonasus может сильно изгибаться вверх, так что расстояние между гребнем эпистрофея и концом верхнего отростка VII позвонка не превышает ширину этого отростка. У Bison bison шея лишена способности сильно изгибаться вверх, и поэтому расстояние между гребнем эпистрофея и отростком VII шейного позвонка при максимальном подъеме головы в 2 раза или больше превышает ширину этого отростка. Вместе с тем следует учесть, что ширина отростка у Bison bison больше, чем у Bison bonasus, таким образом, последний может поднимать голову гораздо выше. Все это связано с разными способами питания обоих видов — зубр питается в основном древесными кормами, бизон — травояд, поэтому в естественном положении зубр держит голову высоко, а бизон низко.

Остистые отростки грудных позвонков у B. priscus очень длинные, самый длинный у III позвонка. Резко сокращаются в области перехода от грудных к поясничным. У B. bison отростки длинные, постепенно уменьшающиеся назад от первого, самого длинного, без резкого сокращения в области перехода от грудных к поясничным. Отростки поясничных также постепенно уменьшаются к крестцу B. bonasus имеет остистые отростки умеренной длины, приблизительно на $^1/_3$ короче, чем у двух предыдущих видов, которые уменьшаются назад от второго грудного (самого длинного) с заметным сокращением при переходе к поясничным, но слабее выраженным, чем у B. priscus. Отростки поясничных позвонков все равной высоты. Таким образом, горб был наиболее высок и резче выделен у B. priscus и имел самую высокую точку, ближе к середине, а не впереди, как у B. bison. Поэтому линия спины у B. priscus была более резко прогнутой позади грудной области, чем у B. bonasus.

Поясничные позвонки Bison bison длинные, значительно (на $^1/_3$) длиннее, чем у B. bonasus.

Хвост у зубра длинный. В противоположность этому у B. priscus и американской ветви бизонов хвост гораздо короче начиная уже с B. bison antiquus.

Таз у бизона мощный, короткий и широкий в отличие от зубра, имеющего сравнительно легкий, вытянутый и узкий таз. У Bison bison длина и ширина таза приблизительно равны. Длина таза Bison bonasus на $^1/_3$ больше ширины.

Ребра у зубра короче и прямее, чем у бизона (за исключением двух первых, которые у обоих обычно имеют приблизительно равный изгиб). У бизона средние, самые длинные, ребра почти на $^1/_4$ длиннее, чем у

зубра, и сильно изогнуты, поэтому у него образуется много бо́льшая по объему грудная полость. В среднем длина ребер у самцов обоих видов следующая (в мм):

Ребро	B. bison	B. bonasus	Ребро	B. bison	B. bonasus
I	450	375	IX	960	850
III	550	490	XII	785	750
VII	710	695	XIV	435	418

При узком pelvis и узкой грудной клетке туловище зубра уплощенное по сравнению с бизоном. Это в известной мере связано с жизнью в лесах.

Позвоночный столб бизона сильнее изогнут вверх, чем у зубра. Этим частично объясняется и основное различие в экстерьере — подобранность конечностей у бизона и прямой постав у зубра. Конечности B. bison короче, чем у B. bonasus. Все кости конечностей B. bison массивнее и грубее. Кроме того, задние конечности Bison bison значительно короче, чем у Bison bonasus. Отношение длины конечностей к длине ряда грудных и поясничных позвонков (без крестца) приблизительно таково (в %):

	B. priscus	B. bonasus	B. bison
Позвонки	100	100	100
Передние конечности	80	85	80
Задние конечности	105	108	94

Поэтому при коротких задних конечностях, их саблистости и подобранности под туловище и при пологой спадающей назад линии остистых отростков бизон имеет характерную опущенную назад спину и подобранный, «свиной» зад. Все это связано с добыванием корма с земли. У зубра и Bison priscus крестец высоко поднят и за горбом линия спины и верха крестца горизонтальная, конечности прямые, не подобранные под туловище, так как животные в значительной мере питаются древесными кормами [6].

Основные черты строения посткраниального скелета B. bonasus во многом сходны с B. priscus (отношение длины конечностей, строение pelvis).

С другой стороны, передний отдел у B. priscus в связи с очень тяжелой головой развит много сильнее, чем у B. bonasus, и имеет сходство с B. bison.

Для B. priscus и B. bison характерно очень мощное развитие musculus supraspinatus и других мышц плечевого сустава, а также большого бугра и гребней плечевой кости. Crista humeri мощный. Также очень велик у него и плечевой мускул (m. brachicephalicus), который при фиксированной шее выносит грудную конечность вперед, разгибая сустав, а при фиксированной на земле конечности опускает голову и шею.

[6] За исключением гигантских степных рас.

Шероховатость заостного мускула (tuberositas musculi infraspinati) у Bison priscus очень ругозиста, с валиками и бороздами в связи с пронизанностью этого мускула сухожилиями. Сильно развиты musculus infraspinatus — абдуктор плечевого сустава (отведение) и m. supraspinatus — сгибатель плечевого сустава. Все это обусловливает мощное сгибание и разгибание плечевых суставов в связи с частым наклоном тяжелой мощной головы при добывании пищи с земли.

У B. bonasus все гребни, бугры и мышцы плеча развиты гораздо слабее в связи с питанием в значительной мере древесными кормами и более редким наклонением головы вниз; кроме того, голова B. bonasus много легче, чем у B. bison и B. priscus.

По строению черепа и посткраниального скелета B. priscus представляет вполне идеального предка как для B. bonasus, так и для B. bison. Он обладает всеми признаками, из которых могли развиться признаки обоих видов.

Для бизонов открытых степных пространств характерно, что они имеют огромные, широко раскинутые рога (за исключением самых поздних плейстоценовых и современных Bison bison, которые подобно всем поздним бизонам измельчали и стали короткорогими).

Передние концы их intermaxillaria несут на передне-наружных краях выступающие наружу лопастеобразные выросты, служащие антагонистами для расширенной системы резцеобразных зубов нижней челюсти. Эти зубы у них имеют расширенные и отогнутые наружу коронки. В общем, образуется широкая система для подрезания большего количества травы. Вследствие этого передний край симфизарной челюсти широкий.

Ветви нижней челюсти (pars dentalis) высокие. Их высота на уровне M_3 много больше длины M_1+M_2 и приблизительно равна длине M_2+M_3; они относительно плоские, не вздутые. Испытываемое при жевании давление нижними praemolares и molares велико вследствие питания жесткими кормами. При перетирании происходят, кроме боковых, и более или менее значительные передне-задние движения. В связи с этим pars dentalis высока, так как должна выдерживать большое давление вниз при более слабом медиальном. Продольное утолщение на уровне альвеол почти отсутствует.

Molares у бизонов, питающихся жесткими кормами, имеют относительно более крупные размеры. Они несут при основании коронок на задненаружном гребне разрастание в виде дополнительной колонки. Часто сам гребень в основной части сильно увеличен и загнут вперед, образуя карман. Эти образования делают зубы более прочными и не столь сильно стирающимися при пережевывании жестких травянистых степных кормов, вместе с которыми на зубы попадает земля, особенно сильно стирающая зубы.

В посткраниальном скелете степных форм особенно характерно сильное развитие остистых отростков грудных позвонков и гребней и шероховатостей на костях, где прикрепляются связки и мышцы, поддерживающие голову. Это связано с тяжелой большой головой и большими

рогами, а также с тем, что степные бизоны, питаясь травянистой растительностью, постоянно опускают и поднимают голову. Для типичных бизонов открытых пространств свойственна эврисомность (широкотелость). Грудная клетка у них широкая, ребра круто дугообразно изогнуты. Шея относительно длинная. Задние конечности значительно слабее передних и сильно саблистые. Весь задний отдел тела очень резко слабее переднего и много ниже, так что линия спины от самой высокой точки загривка полого спускается к хвосту. При детальном исследовании морфологии бизонов раннего Таубаха можно сделать вывод, что они не были настоящими обитателями открытых ландшафтов, как Bison priscus gigas, Bison priscus latifrons и Bison bison, у которых четко выражены все морфологические адаптации, описанные выше. Черепа бизонов из нижних горизонтов Таубаха крупные, массивные. Роговые стержни относительно длинные, но очень сильно изогнутые, концы их загибаются внутрь, так что наибольшее расстояние между стержнями приходится не на концы, а на их верхние части. По этому признаку эти бизоны приближаются к северным Сибирским и резко отличаются от типичных степных. У большинства бизонов Таубаха хорошо выражен спиральный изгиб роговых стержней. Глоточные бугры (tuberculum pharingeum) у всех имеющихся экземпляров большие. Их передние края находятся впереди задних краев allae magnae. Это указывает на сильное развитие musculus longus capitis в связи с большим весом массивной головы. Поэтому и дополнительные крючковидные отростки на наружном крае затылочных мыщелков (processus condyloideus) хорошо выражены и этим упрочняется сочленение черепа с atlas.

Челюсти и зубная система бизонов раннего Таубаха не столь адаптированы к жестким кормам, как у настоящих степных.

Следует считать наиболее вероятным, что во время раннего Таубаха бизоны жили в условиях лесостепи или лесотундры подобно бизонам раннего Эрингсдорфа.

В противоположность всему сказанному о бизонах открытых пространств, для всех лесных форм бизонов, таких, как Bison voigtstedtensis, B. schoetensacki, B. bonasus и B. priscus athabascae, свойственны укороченные, сильно загнутые рога, узкие intermaxillaria, лишенные дополнительных лопастеобразных выростов на передне-наружном крае. Резцеобразные зубы долотообразные, слабо отклонены наружу и, в общем, образуют относительно узкую систему для подрезания ветвей и коры, способную выдерживать при этом значительный нажим. Pars dentalis ветвей нижней челюсти низкие, их высота на уровне M_3 равна длине M_1+M_2; они относительно толстые, вздутые. Испытываемое при жевании нижними коренными давление сравнительно слабо вследствие питания мягкими кормами. При перетирании происходят в основном боковые движения нижней челюсти. Поэтому pars dentalis низка, но внутренняя часть ее тела утолщена продольно на уровне альвеол, а ниже челюсть утончена. Такое строение связано со значительным медиально направленным давлением.

Molares у лесных бизонов лишена дополнительных образований, упрочняющих зубы и противодействующих стиранию в связи с питанием мягкой пищей.

В посткраниальном скелете лесных форм — зубров характерно относительно более слабое развитие остистых отростков и всей системы образований для прикрепления на костях связок и мышц, поддерживающих голову[7]. Это связано, во-первых, с более легкой головой зубров и, во-вторых, со способом питания. Лесные животные, питаясь в большой степени древесными и кустарниковыми кормами, реже опускают голову, чем степные, достающие корм с земли.

Грудная клетка зубров узкая, ребра слабо изогнуты. Шея относительно короткая. Задние конечности длинные, прямые. Задний отдел много более мощный, чем у степных, так что линия спины позади грудного отдела почти горизонтальна.

Как короткие, слабо развернутые рога, так и узкая грудная клетка связаны с жизнью в лесу.

Сравнивая остатки бизонов из верхних горизонтов Таубаха с лесными бизонами, мы находим значительное сходство между ними. При общем массивном черепе роговые стержни у них сильно укорочены и равномерно изогнуты по всей длине. Глоточные бугры (tuberculum pharingeum) выражены слабее, чем у Bison priscus priscus. Их передние края находятся на уровне задних краев allae magnae. Musculus longus capitis развит слабее, так как голова у этого подвида легче вследствие более коротких рогов. Поэтому и дополнительные крючковидные отростки на наружных краях затылочных мыщелков выражены слабо или даже отсутствуют.

Челюсти и зубы бизонов всего позднего Таубаха, так же как и позднего Эрингсдорфа, лишены приспособлений к перетиранию жестких кормов, будучи адаптированы к мягкой лесной пище.

Нет никаких сомнений, что эти животные обитали в лесах. Они приходили на водопой к маленьким лесным озерам, окруженным болотами; погибавшие здесь животные захоронялись в травертинах.

Крупные размеры имеющейся в коллекции третьей фаланги бокового пальца, принадлежащей взрослому самцу, свидетельствуют, что боковые пальцы у бизонов Таубаха были развиты сильно — сильнее, чем у горных форм бизонов, обитающих на плотных грунтах. На основании этого следует предположить, что во время Таубаха в Германии были широко распространены местности с мягкими почвами, при передвижении по которым бизонам были необходимы хорошо развитые боковые пальцы для увеличения площади опоры.

Следует указать, что высказанные предположения об экологической приуроченности бизонов Таубаха и Эрингсдорфа вполне подтверждаются количеством их остатков в этих местонахождениях.

---

[7] Это не относится к B. priscus athabascae — самому крупному из всех ныне живущих Bison.

Бизоны на открытых пространствах составляли большие стада, и вполне естественно, что и в захоронение попадало большее число особей. Лесные же бизоны обитали небольшими группами, и поэтому их число вдвое меньше, чем животных открытых мест. Именно этим и объясняется наличие большего числа бизонов в раннем Таубахе и раннем Эрингсдорфе, тогда как в позднем Таубахе и Эрингсдорфе количество их значительно меньше.

Высота горба (длина остистых отростков грудных позвонков) у бизонов зависит как от тяжести головы, так и от той работы, которая ею проделывается. Поэтому наиболее высокогорбы те формы, которые живут в открытых местах и питаются травой. При этом очень часты опускания и подъем головы.

У обитателей лесов горб менее высок, так как их пищевой режим в большой степени состоит из древесных кормов, при добывании которых не требуется частого наклона головы.

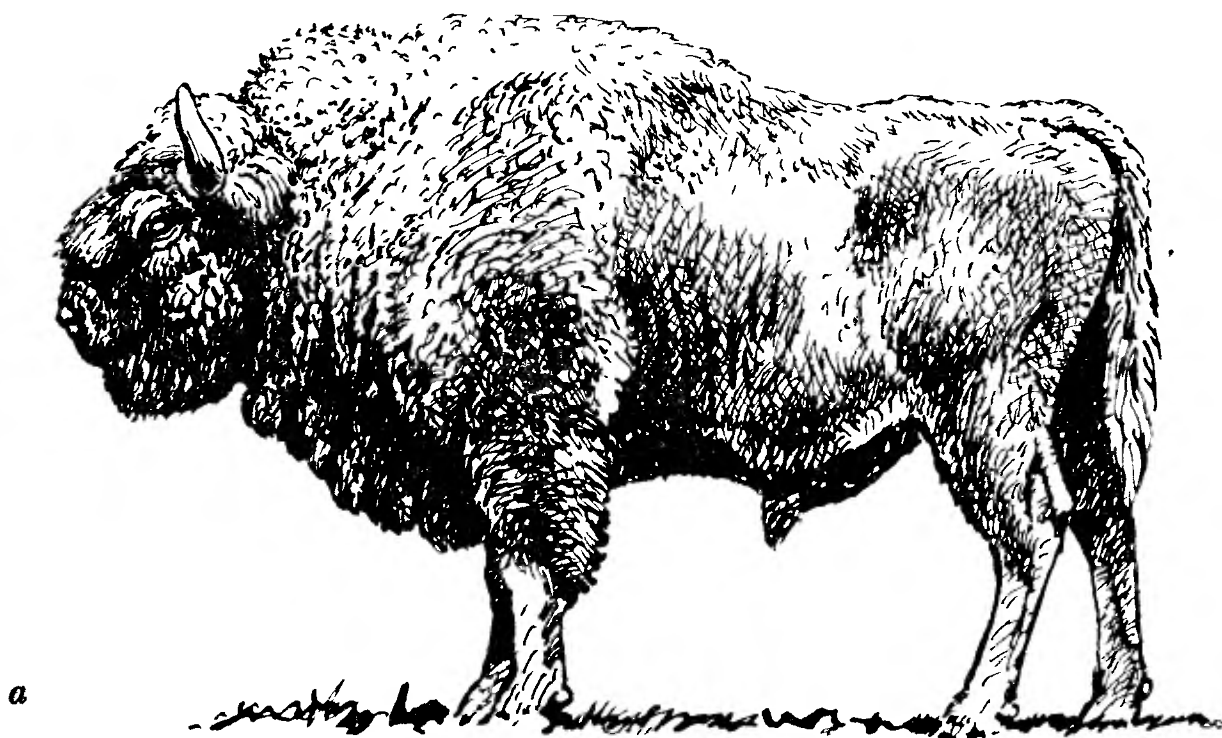
Особняком в этом отношении стоит Канадский лесной бизон (Bison priscus athabascae). При жизни в лесах он тем не менее часто добывает корм из-под снега, причем вспахивает и разрывает снег головой. Видимо, с этой большой работой головы и связано то, что из всех современных Bison лесной бизон самый высокогорбый. Можно думать, что и многие вымершие формы Bison priscus, обитавшие в лесных и лесостепных местностях, также добывали корм из-под снега, чем и обусловливается отчасти их большая высокогорбость, большой тяжести головы при очень мощных рогах. Интересно отметить, что у лесного бизона и многих других Bison priscus бывает стерта очень сильно передненаружная сторона дистальных частей рогов. Это, вероятно, объясняется пробиванием смерзшихся поверхностей снега, боковыми движениями головы. Этим же следует объяснять и стертость передней концевой части рогов у волосатого носорога (Coelodonta antiquitatis).

С разными кормами и способом их добывания связан и общий экстерьер разных бизонов, изгиб спины и всего позвоночника и постав конечностей.

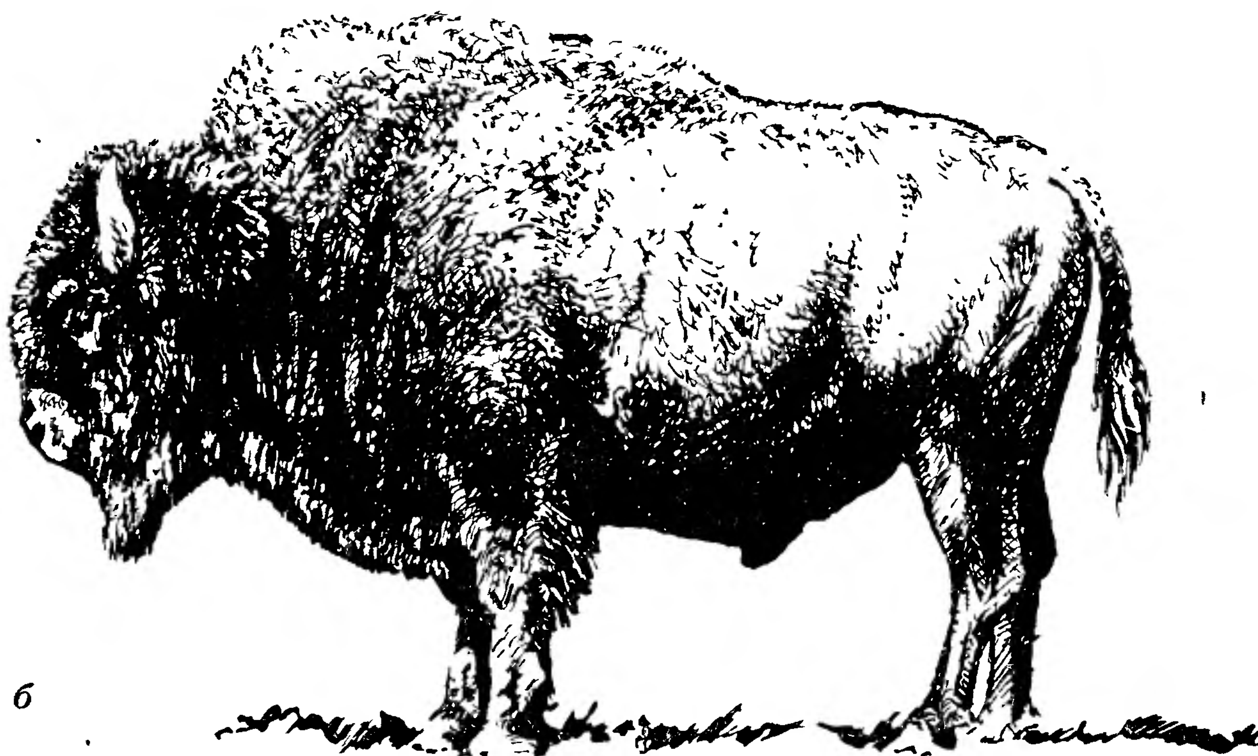
По своему экстерьеру все бизоны могут быть распределены в следующие морфоэкологические группы.

1. Обитатели степей южной Галарктики, типичные грассифаги; питание исключительно травянистыми кормами, добываемыми с земли; горб высокий, позвоночник сильно дугообразно изогнут, спина покато опускается назад к хвосту без прогиба позади грудных позвонков, конечности задние и передние сближенные, подобранные под туловище. В черепе и нижней челюсти характерны специфические приспособления к грассифагии. К этой группе относятся Bison bison, B. priscus gigas, B. priscus latifrons и некоторые другие вымершие формы.

2. Обитатели смешанных лесов, умеренной зоны и юга Палеарктики, чередующихся с открытыми полянами пойменных лесов, горных лесов. Мезодендрофаги, питание смешанное преимущественно древесными кормами и мягкими лесными травами; горб умеренной высоты, иногда мал,



а



б

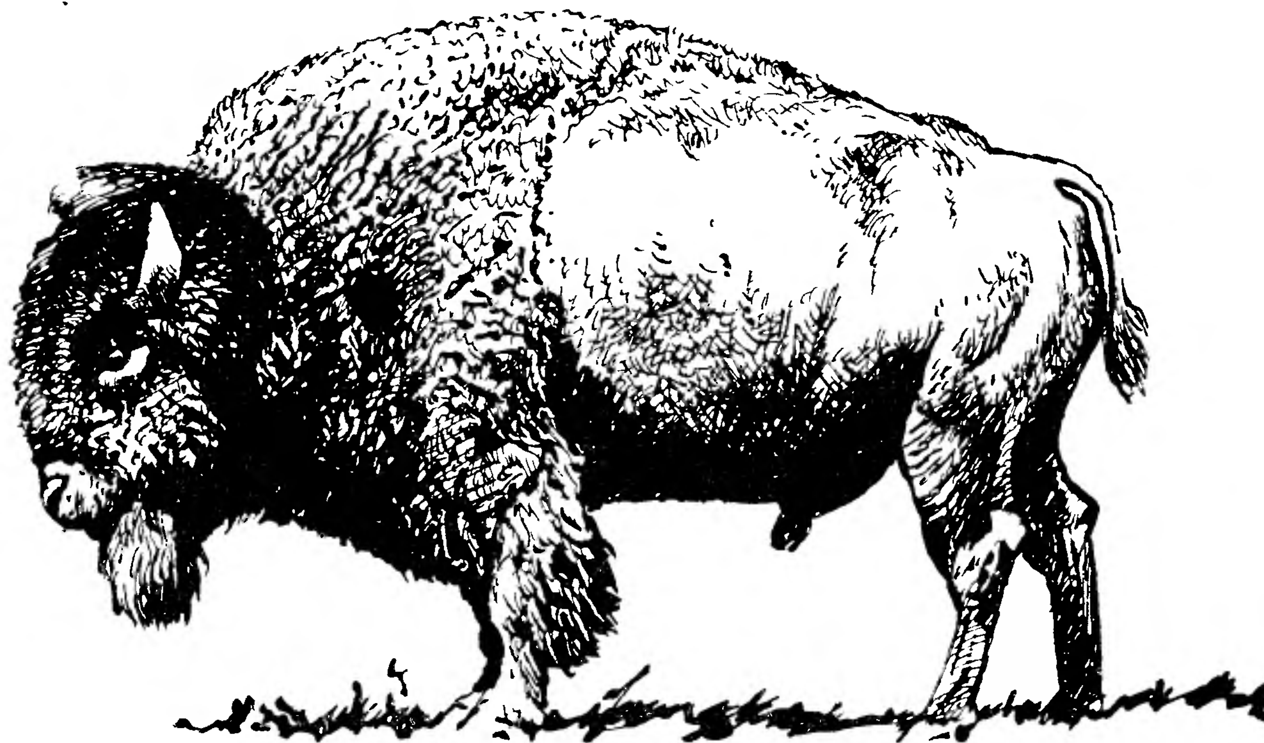
позвоночник слабо изогнут, позади грудных позвонков имеется прогиб, отделяющий горб, за горбом спина прямая, не опускающаяся к хвосту; конечности прямые, не подобранные под туловище. Передний отдел черепа и нижняя челюсть приспособлены к питанию мягкими кормами. Сюда относятся многие древние Bison (все Eobison, Bison voigtstedtensis, B. schoetenscki) и зубр (Bison bonasus).

3. Бизоны северных, холодных частей Голарктики, смешанное питание древесной и тундростепной растительностью. Горб очень велик в связи со значительной тяжестью головы и большой работой, проделываемой ею. В остальном экстерьер сходен с бизонами второй группы. В строении нижней челюсти могут присутствовать некоторые черты, связанные с грассифагией. К этой группе относятся северные формы Bison priscus priscus, B. priscus crassirornis, B. priscus occidentalis, B. priscus mediator (последний представляет экологически переходную стадию к Bison bonasus) и из ныне живущих B. priscus athabascae.

Кроме сказанного о размерах горба у разных Bison, необходимо отметить, что у типичного степного Bison bison bison горб всегда увеличен еще жировыми накоплениями. Он обходится без воды значительно доль-

Рис 8 Основные морфоэкологические типы Bison

а — Bison bonasus bonasus;
б — Bison priscus athabascae,
в — Bison bison **bison**



ше лесных. Зимой он может довольствоваться снегом, тогда как зубр всегда нуждается в питьевой воде.

При исследовании материалов из Зюссенборнского местонахождения выяснилось, что возрастной и половой состав найденных там бизонов вполне соответствует тем соотношениям, которые существуют в современных популяциях бизонов и зубров. Обратило на себя внимание наличие очень большого числа зубов молодых животных. Попадаются зубы неразвитые (непрорезавшиеся) и не тронутые стиранием, которые составляют почти 40% общего числа зубов. К этой группе относятся M_3 имеющие длину 43—45 мм и высоту 65—67 мм

Следующую группу составляют средневозрастные и взрослые особи с такими размерами M_3:

	Самки	Самцы
Длина коронки	45–50	40–44
Высота коронки	45–50	45–50

Наконец, последняя группа, состоящая из очень старых животных с сильно стертыми зубами, которые попадаются единичными экземплярами (длина коронки 45—50 мм, высота около 35 мм).

Изучение роговых стержней показало, что среди материалов присутствуют три стержня очень молодых животных, которые вообще очень редко сохраняются в ископаемом состоянии, так как они непрочны и легко разрушаются. Наличие роговых стержней самок, реже сохраняющихся в захоронениях, чем стержни самцов, прекрасно дополняет картину состава Зюссенборнской популяции бизонов.

В общем, мы имеем возможность с большой степенью вероятности говорить о том, что возрастной состав бизонов, видимо, достаточно хорошо отражает здесь естественные соотношения. Состав этот таков: около 50% самцов и 50% самок, 50—60% молодых и полувзрослых и редкие экземпляры старых животных.

Такое соотношение остатков в захоронении заставляет сделать предположение о том, что захоронение Зюссенборн возникло в результате каких-то стихийных причин — наводнения, пожара и т. п. Только этим можно объяснить наличие столь хорошо сохранившегося естественного соотношения и особенно такого высокого процента молодых. Если бы захоронение возникло путем постепенного накопления остатков, естественная картина была бы нарушена. Молодые и старые животные захоронялись бы в разных местах, а не вперемешку, вследствие разных возможностей переноса мелких и крупных трупов.

Аналогичные данные о составе популяции бизонов в плейстоцене получены В. И. Бибиковой [1950]. Ею были исследованы остатки огромного стада, захороненного около Амвросиевки (Украина) в верхнеплейстоценовых отложениях.

Таким образом, мы можем говорить о том, что тот состав популяций, который мы наблюдаем сейчас у бизонов и зубров, возник уже давно, в раннем плейстоцене и сохранился до наших дней без особых изменений.

Глава третья

Систематическое описание современных и вымерших Bison

Бизоны позднего плиоцена и раннего плейстоцена

Подрод Eobison (Flerow, 1972[8])

Eobison К. К. Флеров, 1972, Териология, т. 1, с. 82 (АН СССР, Сибирское отделение).

Типичный вид. Bison palaeosinensis Chardin et Piveteau, 1930.

Описание. Мелкие примитивные бизоны. Череп с сильно развитыми височными впадинами, глубокими и широкими, их ширина (расстояние от нижнего края ножки рогового стержня до верхнего края processus zugomaticus ossis temporalis) равна или больше вертикального диаметра foramen magnum. Височные впадины простираются высоко вверх вдоль боковых стенок мозгового отдела черепа. Вследствие этого затылочная часть черепа выделена резким сужением, поэтому затылок имеет форму трапеции с широким основанием и узкой вершиной. Лобная поверхность короткая, ее длина (расстояние от края затылочного гребня до nasion) меньше ширины лба в области сужения между орбитами и основаниями роговых стержней. Орбиты слаботрубкообразны, поэтому на лобной стороне черепа нет таких глубоких выемок между основаниями роговых стержней и орбитами, как у Bison. Межроговое пространство поднято, поэтому наиболее высокая часть черепа находится приблизительно на уровне нижнего края основания роговых стержней. Ножки роговых стержней длинные, длиннее диаметра орбиты.

Нижняя челюсть с прямым дентальным отделом и коротким симфизом. Верхний отдел челюсти (processus condyloideus и processus coronoideus) поставлен вертикально, так что оба отдела образуют прямой угол. Processus angularis выступает назад до уровня processus condyloideus. Зубы относительно мелкие.

---

[8] Описанный Мацумото и Мори [Matsumoto, Mori, 1955] Leptobison hanaizumiensis не может быть отнесен к группе ранних бизонов. В качестве типа ими был принят мозговой отдел черепа молодого животного с незаросшими швами. Все экземпляры, относимые авторами к этому новому виду, ничем не отличаются от Bison priscus. Японские авторы ошибочно считают возраст остатков бизона из Ханайцуми (Hanaizumi) позднеплиоценовым. Нет никакого сомнения, что они гораздо более позднего происхождения, что совершенно отчетливо видно как по сохранности и фоссилизации материала, так и по морфологическим признакам. Наиболее вероятно, что ими был описан бизон, близкий к поздним Bison priscus crassicornis. Поэтому мы относим «Leptobison» в синонимы подрода Bison, а «Leptobison hanaizumiensis» включаем в B. priscus crassicornis.

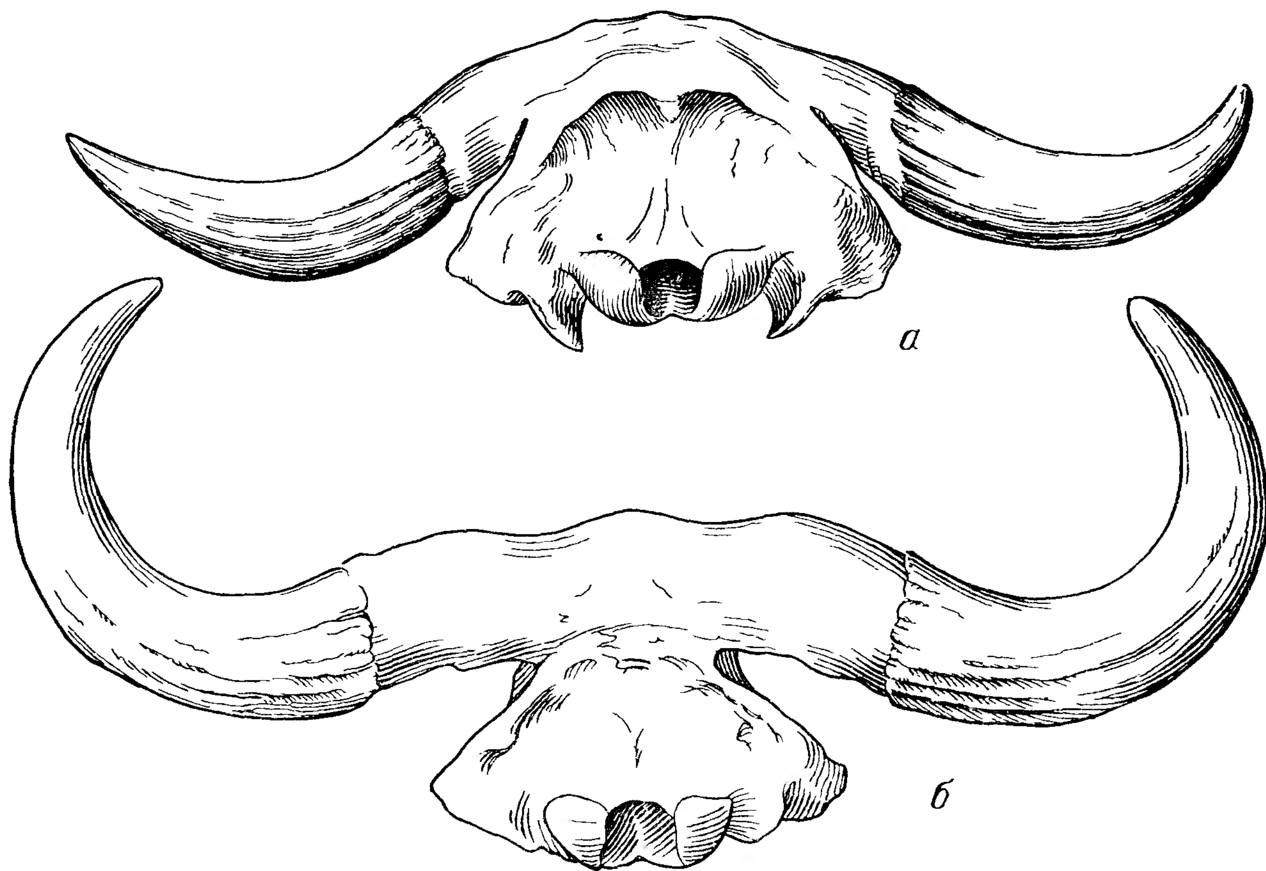


Рис 9 Череп Bison вид сзади

а — Biso ι (Bison) bison *б* — Bison (I obison) palaeosinensis

Bison (*Eobison*) *sivalensis Lydekker* (*ex Falconer M S*)

Bos sivalensis Falconer 1868 Paleont Mem v 1 p 280—555 (даны измерения без изображения)

Bison sivalensis (Falconer) Lydekker, 1878 Paleont Indica Ser 10, v 1, p 122, pls 15, 17, fig 1 (Mem Geol Surv India)

Голотип Самец ad, часть черепа с орбитами и затылочной областью, проксимальной третью правого рогового стержня, левый отсутствует, M —M³ стертые Пинджор, Сивалики Коллекция Geolog Survey of India, Calcutta, N B 239

Распространение Известен только из типичного местонахождения

Геологический возраст Вероятно, пинджорская стадия верхних Сиваликов (поздний плиоцен)

Описание Мелкий бизон Роговые стержни поднимаются вверх и назад, слегка уплощены у основания Их длина и изгиб неизвестны Лицевой отдел черепа узкий по сравнению с шириной мозгового отдела Затылок относительно узкий и высокий, в схеме трапециеобразный, с очень узкой вершиной, сильно отделенный зароговым сужением широких височных впадин Орбиты слаботрубкообразны, направлены в сто-

роны и вперед. Экземпляр плохой сохранности, по которому можно выяснить лишь очень общие черты строения черепа. Те признаки, которые возможно выяснить, указывают на очень большую примитивность по сравнению с другими Bison. Мы не считаем возможным объединить его с B. palaeosinensis. Череп так называемой «самки» B. palaeosinensis (паратип) носит все черты, свойственные молодым самцам бизонов: выпрямленные, резко отклоненные назад, в стороны и вверх стержни, округлые при основании [9], незаросшие теменные и окципитальные швы, слабовыступающие орбиты при относительно большой ширине лба. Этим объясняется известное внешнее сходство этого черепа с черепом B. sivalensis, который принадлежит взрослому животному со стертыми зубами и несколько уплощенными в основании роговыми стержнями.

Вместе с тем этими же признаками должны были обладать и самые примитивные бизоны (само собой разумеется, кроме несросшихся швов), что мы и видим на черепе B. sivalensis.

Bison (*Eobison*) *palaeosinensis Chardin et Piveteau*

Bison palaeosinensis Chardin et Peveteau, 1930, Ann Paleont. Paris, v. 19, p 84—86, pl. 15, figs 1, 1a, 2, pl. 16, figs. 1, 2, 3, 3a.

Лектотип. Самец ad., мозговой отдел черепа с неполными роговыми стержнями. Коллекции Museum National d'Histoire Naturelle, Париж, номера нет. Около 150 км к северо-западу от Пекина, долина р. Сангканхо, Нихован.

Распространение. Известен только из типичного местонахождения.

Геологический возраст. Поздний плиоцен, нихованская формация.

Описание. Размеры мелкие. Ножки роговых стержней направлены назад и вниз. Височные впадины очень широкие, затылочная область резко отделена сильным зароговым сужением. Изгиб роговых стержней сильный: вначале вниз, назад и в стороны, потом прямо в стороны и вверх, а в концевой трети вверх, внутрь и немного назад. Образуется ясно выраженная спираль. Вследствие того, что концы стержней направлены внутрь, самое широкое расхождение стержней не на концах, а в конце второй трети — около 693 мм; между концами — около 536 мм. Затылочные мыщелки на наружных краях образуют зачаточные крючкообразные валики (сильно развитые у большинства поздних видов Bison).

Вероятно, обитал в лесах, в условиях теплого климата (узкий лицевой отдел и малый объем носовой полости). Пищевой режим его состоял из древесных кормов с примесью мягких лесных трав (сходное питание с B. bonasus) — зубная система относительно слабая.

[9] У самцов стержни становятся уплощенными при основании в возрасте около 4 лет.

Bison (Eobison) tamanensis N. Verestchagin

Bison sp. Н. К. Верещагин, 1957, Труды ЗИН АН СССР, т. 22, с. 63—66.

Bison sp. (tamanensis N. Verest.). Н. К. Верещагин, 1959, Млекопитающие Кавказа, ЗИН, АН СССР, М.— Л., с. 446—450.

Тип. Самец ad., фрагмент мозгового черепа с неполным левым роговым стержнем. Предкавказье, Таманский полуостров. Коллекция ЗИН АН СССР, № 26 010.

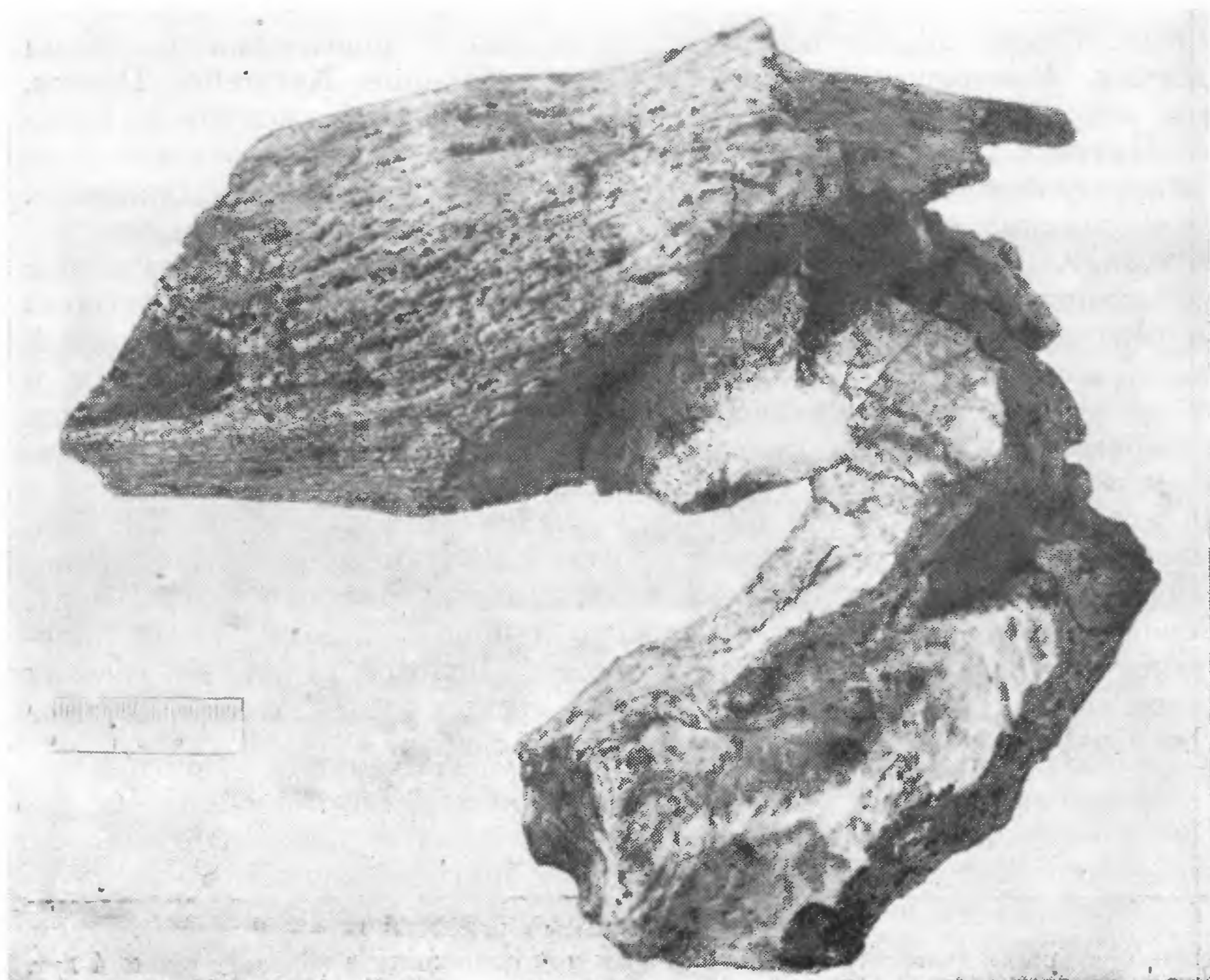
Распространение. Юг европейской части СССР, Предкавказье; Восточное Закавказье (Кабристан).

Геологический возраст. Верхи верхнего плиоцена, вероятно, самый ранний плейстоцен.

Описание. Размеры мелкие. Роговые стержни слабо отклонены вниз, приблизительно на уровне лобной поверхности, концы их поднимаются выше уровня лба. Основания их не опущены, поэтому височные впадины широкие, приближаются по размерам к таковым B. palaeosinensis.

Рис. 10. Bison (Eobison) tamanensis N. Verestschagin

Голотип, вид сзади



Затылочная область выделена зароговым сужением несколько слабее, чем у B. palaeosinensis. Изгиб роговых стержней слабый, пологий, почти без спирали. Стержни умеренной длины. Затылочные мыщелки на наружных краях при основании вытянуты и образуют валик, загнутый крючком вперед (как у B. priscus и B. bison). Tuberculum pharyngeum короткие, узкие, но высокие, сильно выступающие вниз в виде крючковидных отростков. Они отодвинуты назад и лежат позади задних краев allae magnae и заднего края хоаны. Это связано с короткими рогами и сравнительно легкой головой и указывает на относительно слабое развитие musculus longus capitis. Вероятно, B. tamanensis обитал в лесных местностях, питался древесными кормами, редко опускал и поднимал голову, что постоянно делают степные животные, достающие пищу с земли.

Плейстоценовые и современные бизоны

Подрод Bison Hamilton Smith

Bos (Bison) Hamilton Smith, 1827, in Cuvier, The animal kingdom, with additional descriptions of all the species hither to named and of many not before noticed, By Edward Griffith and others, v. 5, p. 373.

Stelabison Figgins, 1933, Proc. Colorado Mus. Nat. Hist., v. 12, N 4, p. 17—19.

Simobison Hay and Cook, 1930, Proc. Colorado Mus. Nat. Hist., v. 9, N 2, p. 23—25, pl. 7, figs 1, 2.

Superbison Frick, 1937, Bull. Amer. Mus. Nat Hist., v. 69, p. 567—572.

Platicerobison Skinner and Kaisen, 1947, Bull. Amer. Mus. Nat. Hist., v. 89, p. 197.

Gigantobison Skinner and Kaisen, 1947, Bull. Amer. Mus. Nat. Hist., v. 89, p. 203.

Parabison Skinner and Kaisen, 1947, Bull. Amer. Mus. Nat. Hist., v. 89, p. 219.

Leptobison Matsumoto and Mori, 1955, Zool. Mag., v. 65, N 6, p. 243.

Типичный вид. Bos bison Linnaeus, 1758.

Описание. Бизоны от мелких до крупных размеров. Череп имеет узкие, неглубокие височные впадины, их ширина (расстояние от нижнего края ножки рогового стержня до верхнего края processus zygomaticus ossis temporalis) равно или меньше вертикального диаметра foramen magnum. Вследствие этого затылочная часть черепа не отделяется височным сужением. Поэтому затылок в верхней части широкий, и ограничивающие его грёбни в общем имеют форму широкой дуги. Лобная поверхность удлиненная, ее длина (расстояние от края затылочного гребня до nasion) равна или больше ширины лба в области сужения между орбитами и основаниями роговых стержней. Орбиты трубкообразны и у взрослых животных резко выступают наружу из тела черепа. Межроговое пространство не поднято, находится в плоскости лба. Верхний край затылочного гребня находится выше нижнего края основания роговых стержней. Ножки роговых стержней короткие, обычно короче диаметра орбиты.

Нижняя челюсть с прогнутым вниз дентальным отделом и длинным симфизом. Processus condyloideus и processus coronoideus отклонены на-

зад и образуют тупой угол с горизонтальной ветвью. Задний край processus angularis находится несколько впереди processus condyloideus. Зубы относительно крупные.

Европейские и азиатские лесные бизоны раннего и среднего плейстоцена

Bison (*Bison*) *voigtstedtensis Fischer*

Bison schoetensacki voigtstedtensis Fischer, 1965, Paläontologische Abhandlungen, Abt. A, Paläozoologie, B. II, Heft 2/3.

Голотип. Самец sad. Мозговой отдел черепа с обоими роговыми стержнями. Фойгтштедт, вблизи Зангерхаузена, Тюрингия. Коллекция Institut fur Quartärpaläontologie, Weimar.

Распространение. Известен из типичного местонахождения. К этому виду следует отнести бизонов Cromer Forest Bed.

Геологический возраст. Ранний плейстоцен.

Описание. Относительно мелкие бизоны. Роговые стержни короткие, расстояние между концами около 610 мм, длина стержня по наружной кривизне около 256 мм. Направлены в стороны и назад, выходят далеко за задний край черепа. Височная впадина широкая, шире, чем у более поздних видов. По ширине впадины занимают среднее положение между B. tamanensis и B. schoetensacki. Затылок резко выделен сильным сужением. Орбиты относительно слабо трубкообразны, открываются вперед и в стороны. Хоана узкая, как у B. priscus; мыщелки с зачатком передненаружного крючка; tuberculi pharyngei небольшие, со слабыми крючкообразными выростами, далеко не достигающие задних краев крыльев хоаны (приблизительно на 7 мм); их площадь мала и очень слабо шероховата; musculus longus capitis слабый: маленькая голова, слабые рога; вероятно, в значительной степени древесное питание. Processus paroccipitalis резко загнут назад и внутрь.

Замечания. Голотип — взрослый самец, имеет резко уплощенные роговые стержни; их вертикальный диаметр — 77 м; горизонтальный диаметр — 87 мм. Лобная часть несколько повреждена деформацией при захоронении и вместе с роговыми стержнями опущена, а затылок приподнят, поэтому несколько сдавлены fossae temporalis.

Расстояние от нижнего края основания стержней до верхнего края meatus acusticus externus — 43 мм.

Bison (*Bison*) *schoetensacki Freudenberg*[10]

Описание. Бизоны от средних, даже относительно мелких размеров, до крупных. Череп сравнительно узкий, удлиненный, особенно в лицевом отделе. Наибольшая длина черепа до 695 мм, ширина лба между орби-

[10] Синонимия и голотип указаны при описании типичного подвида, так же как распространение и геологический возраст.

тами и роговыми стержнями около 300 мм. Лобная поверхность слабовыпуклая, с заметным рельефом, сходным с рельефом у Bison bonasus, но слабее выраженным. Лобные пазухи развиты значительно слабее, чем у Bison priscus и Bison bison, но несколько обширней, чем у Bison bonasus. Объем камер значительно меньше, чем у Bison priscus, и не превышает 2,5 см^3. Роговые стержни направлены в стороны и слабо назад, они никогда не выступают назад за затылочный край черепа подобно Bison bonasus. Основания стержней находятся на уровне лобной поверхности, но сразу спускаются ниже нее, только в концевой трети они поднимаются выше лба. Изгиб стержней с ясно выраженной спиралью. У самцов, как у всех Bison, проксимальная часть стержней уплощена, вертикальный диаметр меньше заднепереднего. Стержни изменчивы по длине у разных форм, иногда довольно длинные, так что расстояние между концами может достигать 980 мм.

Зароговая область черепа наклонена значительно больше, чем у Bison priscus. Теменная поверхность лежит под углом к лобной поверхности, тогда как у Bison priscus иногда теменная часть крыши черепа служит прямым продолжением лобной или образует очень широкий тупой угол. У Bison schoetensacki угол излома крыши черепа около 130°.

Орбиты трубкообразны, но трубкообразность даже у старых самцов выражена слабее, чем у Bison priscus и Bison bison. Орбиты открываются в стороны и сильно вперед, много сильнее, чем у Bison priscus и Bison bison. Можно предполагать, что это связано с жизнью в лесах, где имеется большая необходимость в бинокулярном зрении. У млекопитающих обитателей открытых ландшафтов (многие антилопы, зайцы, суслики, степные бизоны) сильно выражено боковое зрение, охватывающее иногда почти полную окружность. Вследствие такой направленности орбит ширина лба, измеренная по задним стенкам орбит, много больше (около 365 мм) ширины в области передних краев орбит (около 245 мм).

В связи с сильным наклоном оснований рогов вниз (при горизонтальном положении черепа) fossae temporalia очень узкие (низкие), так что расстояние между нижними краями оснований роговых стержней и верхним краем processus zygomaticus ossis temporalis очень мало, значительно меньше длины P^2.

Несмотря на большой излом крыши черепа у Bison schoetensacki (по сравнению с Bison priscus), задневерхние края fossae temporalia находятся у них высоко, на уровне середины роговых оснований вследствие опущенности стержней.

Лицевой отдел черепа относительно узкий, но высокий, объем носовой полости умеренной величины, заметно меньший, чем у Bison холодного климата, и приблизительно равный таковому Bison bonasus bonasus. Ossa nasalia очень широкие, лишь слабо суживающиеся кпереди. Наружные поверхности ossa lacrymalia широкие, с очень резко выраженным сужением в передней части и образуют длинный узкий вырост, выступающий вперед между nasalia и maxillare. В области наружных пластин ossa lacrymalia имеется довольно хорошо развитая широкая, более ясно

ограниченная сверху (в области шва между lacrymale и nasale) впадина, которая может быть названа fossa lacrymalis. Она, видимо, развита сильнее, чем у Bison bonasus.

Ossa intermaxillaria, как у всех лесных Bison, спереди округлены, не имеют на своих передненаружных краях лопастеобразных расширений, которые свойственны всем Bison открытых ландшафтов — грассифагам. У последних эти расширения служат антагонистами широкой передней симфизарной части нижней челюсти с веерообразной широкой серией резцеобразных зубов.

Совершенно особое, своеобразное строение имеют верхние носовые отростки ossa intermaxillaria. Они очень широки, почти не суживаются вверх, почти достигают nasalia и иногда плотно контактируют с ними. Этим Bison schoetensacki очень резко отличается от всех остальных Bison. Только у Bison bonasus caucasicus иногда эти отростки длинные, почти касающиеся nasalia, что связано у них с очень низкой назомаксиллярной областью черепа. Однако processus nasalis ossis intermaxillaris никогда не бывает у Bison bonasus caucasicus так широк и так плотно контактирующим с nasale, он всегда у них суживается кверху.

Экстерьерные признаки. Скелет Bison schoetensacki полностью неизвестен. Кости конечностей у него относительно тоньше и длиннее, чем у других Bison. Особенно это заметно на metacarpus и metatarsus. Максимальная ширина проксимального эпифиза около 73 мм, дистального — приблизительно такая же, а общая длина metacarpus около 260 мм. Metatarsus при общей длине около 310 мм имеет ширину проксимального эпифиза всего около 66 мм, а дистального 75 мм. Соответствующие кости других видов Bison массивней и относительно короче. Следует предполагать, что Bison schoetensacki был более легкого экстерьера и более длинноногим, как все лесные Bison.

Bison (Bison) schoetensacki schoetensacki (Freudenberg)

Bison schötensacki Freudenberg, 1910, Neues Jahrb. Min. Geol. Paleont., B 2, p 133 (в работе тип не указан).

Bison schoetensacki Freudenberg, 1914, Geol. Paleont. Abhandl., N Ser., B 12, N 4—5, p 82 (в работе тип указан).

Bison süssenbornensis Auctorum, Nomen nudum.

Голотип. Самец ad. Мозговая часть черепа с обоими роговыми стержнями. Коллекция Geologische Landesanstalt, Darmstadt. Номера нет.

Распространение. Был широко распространен в Европе (за исключением северной части) и в умеренной зоне Азии (остатки известны на восток до Минусинской котловины и бассейна р. Вилюя). Возможно, был распространен и дальше на восток и северо-восток в Якутии.

Геологический возраст. Миндель (конец M_I—M_{II}).

Описание. Череп от относительно мелких до крупных размеров. Роговые стержни умеренной длины или короткие, массивные, постепенно суживающиеся от основания к вершине. Стержни у самцов уплощенные

у основания; две концевые их трети округлого сечения. Изгиб в основной трети слабый, направлен вперед, дальше несколько вверх и в концевой трети немного назад. Образуется очень слабо выраженная спираль.

Расстояние между концами роговых стержней 750—1135 мм.

Верхние коренные имеют очень слабо выпуклые передние и задние стенки. Задненаружный вертикальный гребень M^3 хорошо выражен, отогнут назад; зуб удлиненный, его длина значительно превышает ширину, передняя колонка шире задней. M^3 сильно отличается от $M^2 \cdot M^2$ удлиненный, длина зуба больше ширины, передняя и задняя колонки равны по ширине.

Замечание. Сибирские экземпляры Bison schoetensacki отличаются от европейских большей величиной и массивностью черепа. Роговые стержни у них толстые. Возможно, что в Азии обитала более крупная популяция, образовывшая обособленную географическую расу.

Bison (Bison) schoetensacki lagenocornis Flerow

Bison cf. schoetensacki Freudenberg, 1914, Geolog. Paleont. Abhandl., N. Ser., 13 12, N 4 5, p. 82, pl. 4, fig. 2.

Bison schoetensacki lagenocornis Flerow, 1969, Paleontol. Abhandl., Abt. A, Paläozoologie, B. III, Heft 3/4, S. 498.

Голотип. Самец ad. Роговой стержень левый. Süssenborn. Коллекция Institut für Quartärpaläontologie, Weimar, 1965/3395, S 5216.

Распространение. Европа (кроме северной).

Геологический возраст. Ранний миндель (M_1).

Описание. Роговые стержни массивные, у самцов[11] резко уплощены при основании, бутылкообразной формы; в конце основной трети резкое сужение, две верхних трети почти округлого сечения. Изгиб в основной трети слабый, направлен вперед, потом вверх, концевая часть немного назад: образуется слабовыраженная спираль.

Верхние коренные имеют выпуклые, округленные передние и задние стенки. Задненаружный вертикальный гребень M^3 слабый, направлен наружу, не отогнут назад; зуб короткий, его длина лишь немного превышает ширину — почти квадратный, передняя колонка лишь немного шире задней; зуб подобен M^2. M^2 также короткий — длина и ширина почти равны.

---

[11] Рога самок неизвестны. К этому подвиду относятся многочисленные остатки черепов и рогов из Молдавии (Тирасполь), хранящиеся в различных музеях СССР (Институт зоологии АН УССР в Киеве, отдел палеобиологии АН МССР в Кишиневе и др.).

Бизоны конца среднего и позднего плейстоцена и современная северная азиатско-канадская ветвь

Bison (*Bison*) *priscus Bojanus*[12]

Bos caesaris Schlotheim, 1920. Die Petrefactenkunde, Gotha, p. 10 (cites Fa· jas Essai de Geologie, pl. 17, N 1), nomen oblitum.

Boves pallasii Baer, 1823, Die Fossilibus mammalium reliquiis in Prussia, Regiomonti, Typis Hartungianis, p. 27, 28, nomen oblitum.

Urus priscus Bojanus, 1827, Nova Acta Acad. Caes. Leopoldino-Carolinae, v. 13, p. 427.

Описание. Череп от средних до очень крупных размеров (относительно для Bison). Наибольшая длина 550—645 мм (в среднем 520). Ширина лба между орбитами и роговыми стержнями 297—354 мм. Череп удлиненный и очень массивный, особенно в мозговом отделе. Лицевой отдел часто удлиненный, иногда узкий, его ширина в области средней части nasalia над передним краем M^3 приблизительно равна длине ряда ложнокоренных и коренных. Передние концы intermaxillaria не имеют выступающих лопастей на передненаружном крае или они очень малы, рыло кпереди суживается и округлено[13]. Небные отростки intermaxillaria широкие до переднего края vomer относительно тонкие и плоские или слабо продольно вогнутые и вместе образуют широкий желобок. Ossa nasalia удлиненные, слабо суживаются кпереди, чаще почти равной ширины по всей длине. Лоб гладкий, без впадин и бугров или они очень слабо выражены. Ширина лба и степень его выпуклости очень изменчивы в зависимости от направленности изгиба роговых стержней и их длины[14].

Роговые стержни направлены в стороны или отклонены назад, далеко выступают за задний край черепа (изменчиво у разных форм). Стержни отогнуты вниз, ниже лобной поверхности. Они сильно варьируют по форме, длине и изгибам, так что их концы направлены то вперед, то в стороны, то вверх. Очень широкие при основании, диаметр по короне до 150 мм. Основания роговых стержней часто опущены, поэтому расстояние между ними и наружным слуховым отверстием может быть мало, меньше или приблизительно равно вертикальному диаметру foramen magnum.

Опускание роговых стержней за уровень лобной поверхности обычно очень велико. У самцов верхняя сторона основания роговых стержней находится много ниже уровня лба. Однако эти отношения у Bison priscus сильно изменчивы вследствие значительных индивидуальных вариаций направления рогов и связанной с ними ширины и выпуклости лба. Обычно основания роговых стержней у Bison priscus находятся ниже лобной поверхности.

---

[12] Тип указан при описании типичного подвида.

[13] Исключение составляет только B. priscus gigas, у которого имеются лопасти на intermaxillaria подобно B. bison (см. ниже).

[14] Подробнее об этом при описании B. bonasus.

Изгиб рогов очень изменчив, но в большинстве случаев они изогнуты почти в одной плоскости, значительно реже образуют слабую спираль. Как у всех Bison, у самцов основания рогов несколько уплощены, так что переднезадний диаметр больше вертикального. У самок основания округлые.

Sulcus supraorbitalis относительно слабый, обычно не полный над всей орбитой, иногда разорван; если есть ответвления, то они выражены только на орбитальной трубке. Sulcus неглубокий и часто узкий. Окостенение его сильное, так что в задней части он зарастает и образует замкнутый канал. Foramen supraorbitalis открывается обычно в замкнутый сверху канал sulcus, а не свободно на лобную поверхность, и сверху его не видно. Боковые ответвления часто окостеневают и могут образовывать закрытые канальцы. У самок sulcus узкий и обычно не достигает слезной кости.

Направление орбит изменчиво, но в большинстве случаев они открываются в бока и довольно значительно вперед и вверх. Сверху (на лобной стороне) они открытые, неполностью трубкообразные. Такое же строение орбит имеет B. priscus athabascae. В противоположность этому B. bonasus и B. bison имеют орбиты, закрытые сверху и полностью трубкообразные.

Слезные кости узкие спереди, с выемкой и образуют обособленный узкий зубец (как у B. bonasus), вклинивающийся спереди между ossa nasalia и maxillaria. У многих имеется широкая предглазничная впадина, иногда хорошо выраженная.

Лицевой отдел черепа (в области ossa maxillaria) низкий, расстояние от нижнего края орбиты до края альвеолы M^3 меньше длины ряда ложнокоренных и коренных. В связи с этим носовая пластина os maxillare невысокая (по сравнению с B. bison).

Хоана высокая. крыловидные отростки длинные. Носовая полость в общем значительного объема, но относительно размеров животного мала.

Латеральный слой musculus pterygoideus был широкий, мощный; хоанальные края allae magnae высокие, несут специальную вертикальную впадину, ограниченную снаружи и изнутри ругозистыми гребнями, образуя мощное основание для крепления мышцы. Высокая восходящая ветвь нижней челюсти, высокий processus angularis, большое расстояние между ним и processus condyloideus создает обширную площадь для прикрепления мышцы. При таких размерах латерального слоя musculus pterygoideus возможны значительные выдвижения нижней челюсти вперед и сильные передне-задние перетирающие движения. Площадь прикрепления musculus masseter велика, но относительно несколько меньше, чем у Bison bison, вследствие меньшей высоты носовой пластины os maxillare; она обширна преимущественно за счет длины, так как расстояние от tuber malare до заднего конца jugale очень велико, обычно более 250 мм. Tuber malare очень сильно выражен, мощный, выступающий часто в виде отростка, в большинстве случаев сдвинут вперед.

По наружному и внутреннему краям скуловой дуги с вентральной стороны проходят гребни (наружный несколько сильнее выражен, чем внутренний), тянущиеся вдоль jugale и processus zygomaticus ossis temporalis. Пространство между этими гребнями плоское или слабо продольно вдавленное.

В связи с тем, что поверхность места прикрепления musculus masseter часто бывает ругозиста и покрыта, как на носовой пластине челюстной кости, так и на скуловой дуге, бороздами и валиками, следует полагать, что этот мускул достигал большой величины и мощности и был пронизан сухожилиями, как у Bison bison.

Так как лицевой отдел черепа низкий (часто сходен с B. bonasus), то, несмотря на общую поднятость мозгового отдела и загнутость внутрь processus paroccipitalis, их нижние концы лежат приблизительно на уровне неба.

Череп примитивного строения, как у ранних Bovinae — мозговой отдел не опущен. Ось черепа почти прямая или очень слабо изломана. Теменные кости лежат обычно в одной плоскости со лбом или лишь слабо наклонены назад. Оси лицевого и мозгового отделов не образуют угла или он очень широк, около 160°. Верхний край височной впадины находится на уровне середины основания роговых стержней или часто выше, почти на уровне их верхнего края.

Затылок прямой, так что верхний край затылочного гребня находится в большинстве случаев на уровне заднего края выступающих назад мыщелков, иногда даже впереди них. Поэтому в естественном положении голова была направлена вперед и вниз [15]. Meatus acusticus externus открывается высоко, приблизительно на уровне шва между os jugale и os maxillare.

Затылок очень широкий, его наибольшая ширина (в области наружных слуховых отверстий) превышает расстояние от верхнего края foramen magnum до верхнего края затылочного гребня приблизительно в 2,5, иногда почти в 3 раза.

Расстояние от наружных краев затылочных мыщелков до латерального края затылочного гребня над meatus acusticus externus равно или больше длины M^2+M^3.

---

[15] У современных B. bonasus череп специализированный — мозговая область наклонена, как у более высоко организованных Bovinae. Ось черепа сильно изломана, оси лицевого и мозгового отделов образуют угол. Верхний край височной впадины находится приблизительно на уровне нижнего края роговых стержней. Теменная область и весь затылок опущены, верхний край затылочного гребня находится ниже середины основания роговых стержней. Теменные кости наклонены назад и вниз и образуют угол между ними и продольной осью черепа около 130°. Затылок наклонен так, что верхний край затылочного гребня выступает назад дальше заднего края мыщелков и нависает над ними. Поэтому в естественном положении голова направлена вниз и очень слабо вперед.

У B. bison строение мозгового отдела сходно с B. bonasus, но наклон его несколько слабее.

Затылочные мыщелки на наружных краях при основании вытянуты и образуют валик, загнутый вперед крючком. Их передние края на pars basilaris ossis occipitalis (впереди foramen magnum) бывают или сближены, или раздвинуты. Basioccipitale не длинная, слабо суживается вперед вследствие очень больших tuberculum pharyngeum. Ее ширина в области глоточных бугров обычно меньше длины P^3+P^4.

Глоточные бугры очень велики, широки и сильно выдающиеся вниз в виде бугров и крючков вследствие очень тяжелой головы и большого развития мощного musculus longus capitis. Они выдвинуты вперед и расположены или непосредственно у краев allae magnae сразу у заднего края хоаны, или чаще заходят вперед за края allae magnae внутрь хоаны.

Суставные площадки для блока нижней челюсти очень широкие и длинные, их площадь велика. Длина от засуставного отростка до переднего края равна или больше длины P^3+P^4. Засуставной отросток хорошо выражен, его высота приблизительно равна длине P^3. Отверстия височного канала помещаются ниже уровня сочленовного бугра суставной площадки. При таком строении возможны не только боковые, но и переднезадние движения нижней челюсти, позволяющие более эффективное растирание сравнительно жестких кормов.

Слуховые барабаны не вздуты у самцов, так что их внутренняя часть между tympanohyale и basioccipitale не вздута и сразу переходит в пластину с двумя-тремя отростками, по которой проходит вертикальный канал. Поэтому внутренняя часть их между tympanohyale и basioccipitale имеет форму простой пластины. У самок ballae крупные, вздутые как в наружной, так и внутренней части. Наружные слуховые каналы длинные, расстояние от bullae до края meatus acusticus externus много больше длины самих bullae. Processus paroccipitalis направлены в большинстве случаев почти горизонтально внутрь. Их концы находятся приблизительно на уровне нижней поверхности basioccipitale. Они очень широко раздвинуты, расстояние между их концами больше высоты затылка от верхнего края foramen magnum до верхнего края затылочного гребня.

Хоана узкая, крылья не отогнуты наружу. Ширина спереди у неба приблизительно равна или несколько больше длины P^4. Наибольшая ширина входа равна или немного больше длины P^3+P^4.

Нижняя челюсть. Ветви нижней челюсти (pars dentalis) высокие[16], их высота на уровне M_3 много больше длины **M_1+M_2 и приблизительно** равна длине M_2+M_3, они относительно плоские, невздутые. Испытываемое при жевании нижними ложнокоренными и коренными давление значительно, что указывает на питание сравнительно жесткими кормами[17]. При

---

[16] Только B. priscus athabascae имеет более низкие ветви.

[17] Однако, сопоставляя все данные о строении жевательного аппарата, следует признать, что большинство B. priscus питались более мягкими кормами, чем B. bison, но более жесткими, чем B. bonasus (за исключением B. priscus gigas — типичного обитателя степей).

перетирании кроме боковых происходили и значительные передне-задние движения. В связи с этим pars dentalis высока, так как должна была выдерживать большое давление вниз при несколько ослабленном медиальном. Продольное утолщение на уровне альвеол поэтому выражено гораздо слабее, чем у зубра[18]. Суставной отросток нижней челюсти (processus condyloideus) очень широкий и длинный, его ширина превышает длину меньше, чем в 2 раза. Сзади он округлен и прямой, но без вырезки.

Передний отдел нижней челюсти в области симфиза высокий, вдоль шва снизу с сильно выступающим гребнем. Резцовая часть у большинства постепенно расширяющаяся, без резко выступающих наружу углов вследствие относительно узкой системы резцеобразных зубов.

Только у Bison priscus gigas, обитателя открытых ландшафтов, резцовая часть расширена в связи с более широким рядом разцеобразных зубов подобно Bison bison.

Симфиз длинный у ранних форм, его длина намного больше ширины по альвеолам резцов.

Зубы. Верхние коренные имеют плоские или почти плоские передние и задние стенки. Задненаружный вертикальный гребень M^1 большой, резко выступающий, направлен назад; зуб удлинен, его длина значительно превышает ширину, передняя колонка шире задней; сильно отличен от $M^2 \cdot M^2$ удлиненный, длина зуба больше ширины; передняя и задняя колонки равны по ширине. M^3 имеет обычно широкую заднюю колонку, равную передней, поэтому жевательная поверхность зуба большая, больше, чем у Bison bonasus. Вследствие наличия не только боковых движений нижней челюсти при жевании, коренные и ложнокоренные часто при стирании образуют почти плоскую поверхность или широкую поперечно-гребенчатую. M_3 имеет большой талонид, направленный прямо назад, его наружный край находится значительно лингвальней наружных краев основных колонок. Впадины между колонками нижних коренных зубов с латеральной и лингвальной сторон глубокие, так что колонки резко разделены, подобно цифре «8».

Ширина зубов по колонкам вдвое больше ширины по впадинам между ними. С лингвальной стороны передней части зуба проходит от жевательной поверхности, не достигая основания коронки, хорошо выраженный желобок, отделяющий передневнутреннюю складку от передней колонки зуба.

Резцы и клыки относительно слабо отогнуты наружу и образуют более узкую, чем у Bison bison, систему. Резцы по общей структуре сходны с резцами B. bonasus. Они долотообразны, как у него. I_1 долотообразный, с лингвальной стороны имеет две бороздки, проходящие от основания к вершине коронки, отграничивающие краевые валики. Посередине лингвальной стороны проходит третья слабо намеченная бороздка.

---

[18] Отсюда следует, если учесть строение $M\frac{3}{3}$ и другие признаки,— что B. priscus и морфологически, и экологически был прямым предком обоих современных видов — B. bison и B. bonasus.

I_2 слабо асимметричный, слегка изогнут наружу и расширен в верхней половине коронки, иногда налегающей на I_1. Лингвальная сторона имеет такие же бороздки и валики, как и $I_1 \cdot I_3$ с несколько изогнутой наружу и расширенной коронкой. С лингвальной стороны имеет при основании коронки довольно хорошо выраженный воротничок, отграниченный от остальной части коронки, уплощенной, с вдавленной поверхностью, несущей две бороздки и два валика по краям. На наружной поверхности, в передней части (направленной к I_2 проходит бороздка, отделяющая лопастеобразное расширение, налегающее на латеральный край I_2. Caninus сходен по строению с I_3, но все черты выражены у него более резко.

Исключение из числа всех рас Bison priscus составляют Bison priscus gigas, населявший южные части ареала Bison priscus в пределах степных зон Азии и Востока Европы. У него резцы и клыки имеют расширенные асимметричные коронки с отогнутыми наружу латеральными углами, образуя широкую общую систему резцеобразных зубов.

В последнее время вследствие многочисленных находок целых черепов, скелетов, а также трупов из вечной мерзлоты Восточной Сибири и Аляски внешний облик поздних Bison priscus стал достаточно хорошо известен. Что касается более ранних длиннорогих форм, то о них имеются экстерьерные данные, основанные только на исследовании полных скелетов.

В пределах огромной области распространения Bison priscus разные расы экологически очень сильно отличались одна от другой. Среди них были лесные, лесотундровые, лесостепные и настоящие степные формы. Поэтому также и пищевой режим был различен. Различны были и соответствующие морфологические приспособления.

Bison (Bison) priscus priscus Bojanus

Bos caesaris Schlotheim, 1820, Die Petrefactenkunde, Gotha, p. 10 (cites Faujas Essai de Geologie, pl. 17, N 1) nomen oblitum.

Bison uriformis Hilzheimer, 1910, Sitzber. Gesellsch. Haturf. Fr. Berlin, N 4, p. 138, 139, fig. 3, 4.

Bison priscus fraasi Hilzheimer, 1918, Arch. Naturg. Ver. Vater. Naturkunde Würtemberg, B. 65, s. 252—254, pl. 7, fig. 2, 29.

Bison priscus longicornis Gromova, 1935, Труды ЗИН АН СССР, т. 2, с. 105 (partim).

Bison priscus deminutus Gromova, 1935, Труды ЗИН АН СССР, т. 2, с. 124 (partim).

Bison (Superbison) crassicornis, Skinner and Kaisen, 1947, Bull. Amer. Mus. Nat. Hist., v. 89, p. 212, 232, 233 (partim).

Лектотип. Самец ad. Почти полный череп с роговыми стержнями. Долина р. По, Италия. Коллекция университета в Павии.

Распространение. Европа, Западная Сибирь на восток до Енисея, Казахстан. Форма, обитавшая в сравнительно умеренных условиях, в открытых лесостепных пространствах и лесах (носовая полость умеренного объема).

Геологический возраст. Конец миндель-рисса — начало вюрма.

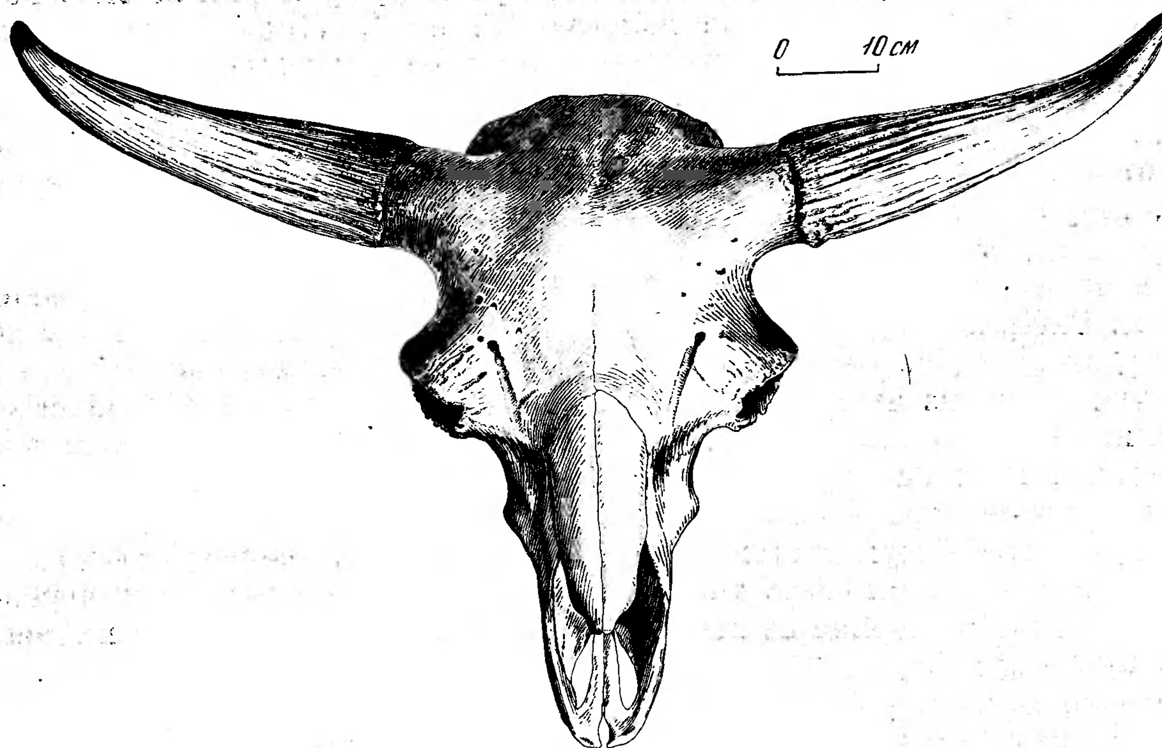
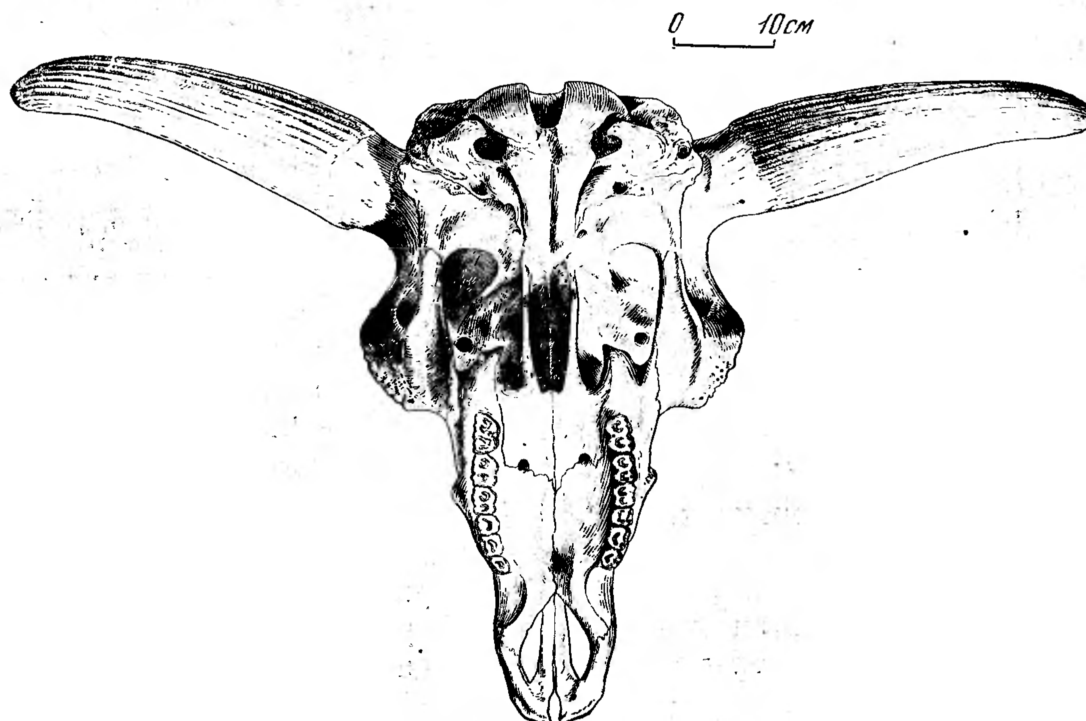


Рис. 11. Череп самца Bison (Bison) priscus priscus, вид сверху

Рис. 12. Череп самца Bison (Bison) priscus priscus, вид снизу



Описание. Крупные бизоны, по размерам черепа мало уступающие B. latifrons и B. priscus gigas. Рога значительно короче, чем у двух названных форм. Расстояние между концами роговых стержней 800—1360 мм. Роговые стержни полого сильно изогнуты в стороны и вверх дугообразно. Они в большинстве случаев направлены вбок и назад, затем вверх, так что концы обычно выступают назад на затылок и находятся выше лба.

Череп в области лба умеренной ширины, предглазничные впадины хорошо выражены, лицевой отдел узкий, вытянутый, длина от заднего края nasalia (от nasion) до переднего конца intermaxillaria заметно больше наименьшей ширины лба между орбитами и роговыми стержнями (на 70—90 мм). Nasalia узкие, удлиненные, приблизительно равной ширины по всей длине. Орбиты умеренно выступающие. P^4_4 слабо моляризованы, слабее, чем у более поздних форм Bison.

Bison (Bison) priscus crassicornis (Richardson)

Bison crassicornis Richardson, 1854, Zoology of the voyage H. M. S. «Herald», p. 40—42, pl. 9, fig. 1, 2, 3, 4.

Bison alaskensis Rhoads, 1897, Proc. Acad. Nat. Sci. Philadelphia, v. 49, p. 490—491.

Bison primitivus Hilsheimer, 1909, Fahresh, Ver. Vater Naturk. Würtemberg, B. 65, S. 254—256.

Bison europaeus lenesis Hilzheimer, 1910, Sitzber, Gesellsch. Naturf. Fr., Berlin, N 4, S. 143—145.

Bison occidentalis primitivus Hilzheimer, 1918, Arch. Naturgesch., v. 84, div. A, N 6, p. 60.

Bison occidentalis curvicornis Matsumoto, 1927, Sci., Rept. Tohoku, Imp. Univ., Sendai, ser. 2 (Geol.), v. 10, N 3, p. 52—55.

Bison priscus longicornis Gromova, 1935, Труды ЗИН АН СССР т. 2, с. 105 (partim).

Bison priscus deminutus Gromova, 1935, Труды ЗИН АН СССР, т. 2, с. 124 (partim).

Bison priscus tscherskii Gromova, 1935, Труды ЗИН АН СССР, т. 2, с. 133 (partim).

Bison (Bison) praeoccidentalis Skinner and Kaisen, 1947, Bull. Amer. Mus. Nat. Hist., v. 89, p. 149, 174—176 (partim).

Bison (Platycerobison) geisti Skinner and Kaisen, 1947, Bull. Amer. Mus. Nat. Hist., v. 89, p. 150, 199—201.

Bison (Parabison) exiguus? harbinensis Skinner and Kaisen, 1947, Bull. Amer. Mus. Hist., v. 89, p. 212, 224—225.

Leptobison hanaizumiensis Matsumoto et Mori, 1955, Zool. Mag., v. LXV, p. 243, fig. 4—6.

Лектотип. Самец ad. Мозговая часть черепа с роговыми стержнями (обломанными), Eschscholtz Bay, Canada. British Museum (Natural History), N 1-A.

Распространение. Северная часть Восточной Азии, на запад до Енисея, Аляски, Канада. Форма, обитавшая в суровых условиях лесотундры или холодных лесостепей и криволесья. Признаки, характеризующие ее, указывают на приспособления к холодному климату (большая ширина и объем носовой полости и пр).

Геологический возраст. Конец миндель-рисса — начало вюрма.

Описание. Размеры очень крупные, такие же, как у Bison priscus priscus. Рога такие же, как у последнего. Череп широкий в области

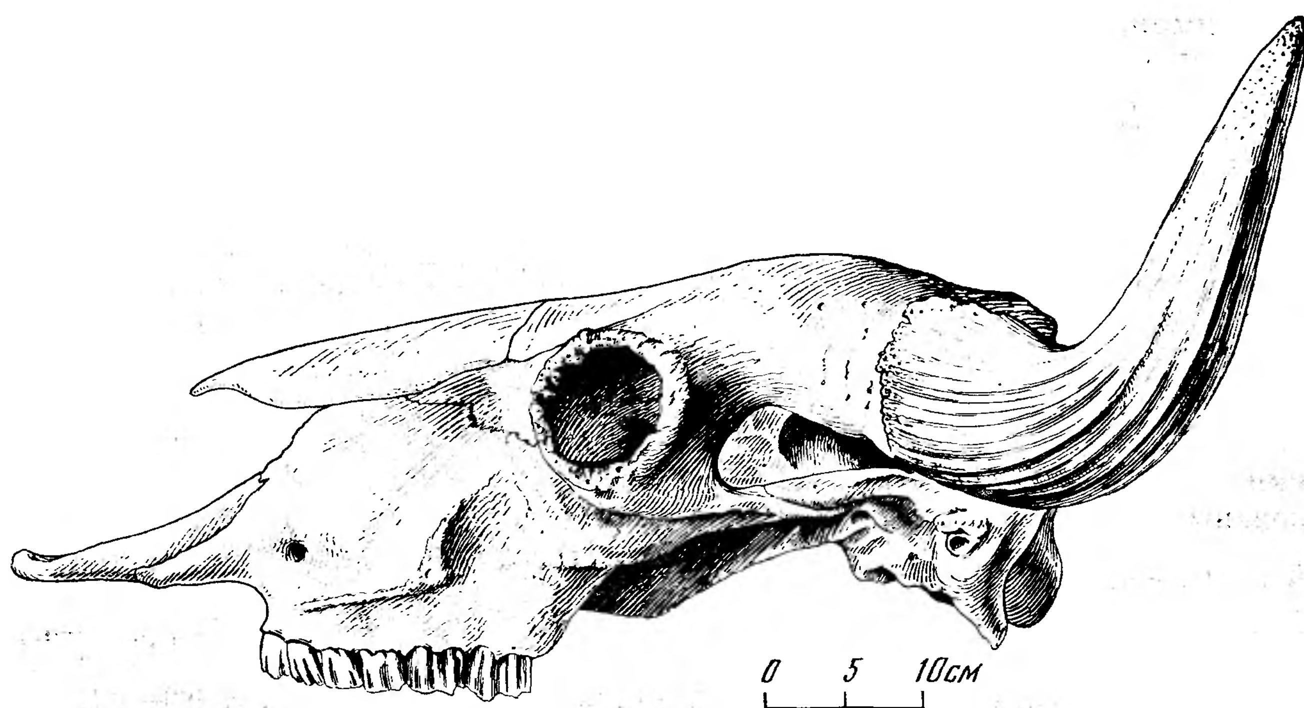
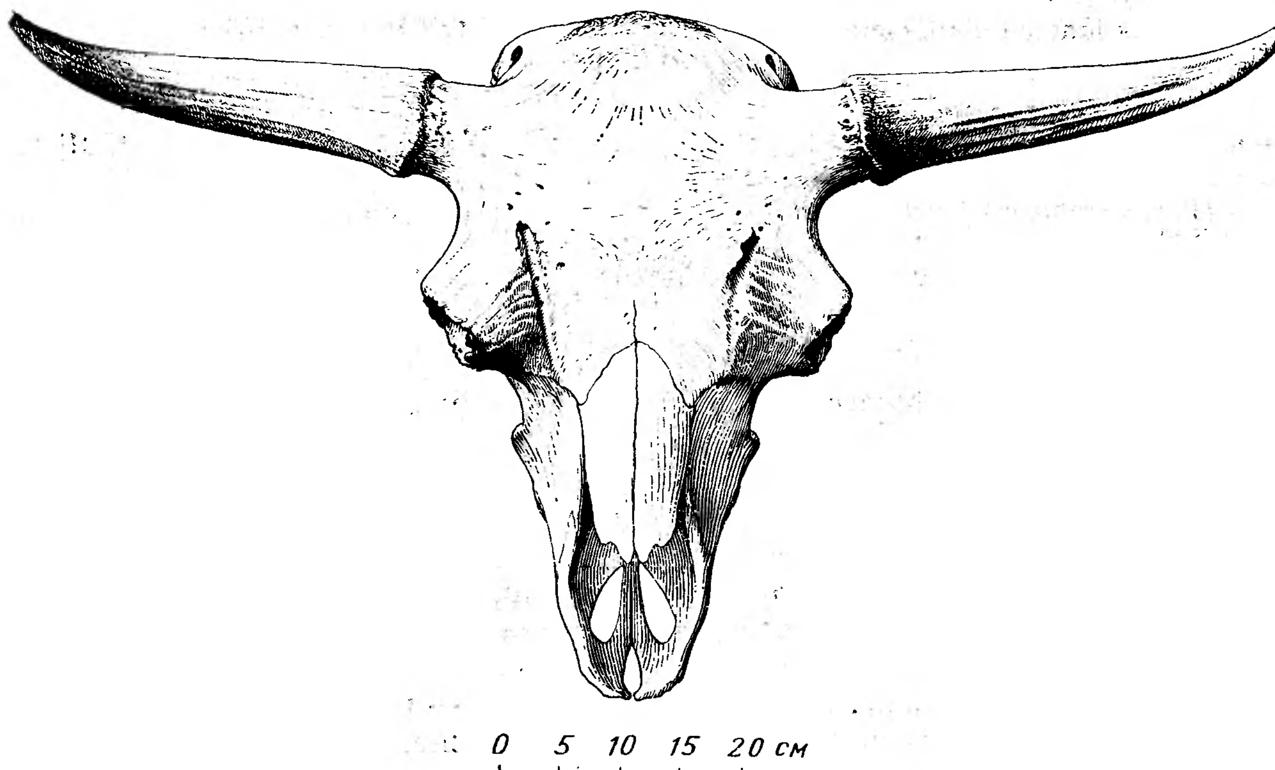


Рис. 13. Череп самца Bison (Bison) priscus priscus, вид сбоку

Рис. 14. Череп самца Bison (Bison) priscus crassicornis, вид сверху



лба, предглазничные впадины отсутствуют или очень слабо выражены. Орбиты сильно выступающие. Лицевой отдел черепа широкий, укороченный, длина от заднего края nasalia (от nasion) до переднего конца intermaxillaria приблизительно равна наименьшей ширине лба между орбитами и роговыми стержнями (обычно меньше, иногда немного больше на 2—3 см). Nasalia укороченные, расширены сзади в области шва между передними концами лобных костей и слезными и суживаются кпереди. Ширина лба наименьшая между орбитами и роговыми стержнями — 250—335 мм.

Экстерьерные признаки. Bison priscus priscus и Bison priscus crassicornis, которые частично выяснены по скелету, очень сходны с Bison priscus athabascae и во многом с Bison bonasus. Голова высоко поднята, горб очень высокий, обособленный, так что линия спины с прогибом позади лопаток, крестец высокий, задние конечности прямые, поэтому спина не имеет пологого спуска к хвосту. Конечности длинные, постав их прямой, не подобранный под туловище. Хвост умеренной длины. Вероятно, имел очень длинные волосы на лбу и между рогами, так как орбиты очень сильно трубкообразны, сильнее, чем у других Bison.

Bison (Bison) priscus chaneyi Cook

Bison chaneyi Cook, 1928, Proc. Colorado Mus. Nat. Hist., v. 8, N 3, p. 34—36, figs. 1, 2.

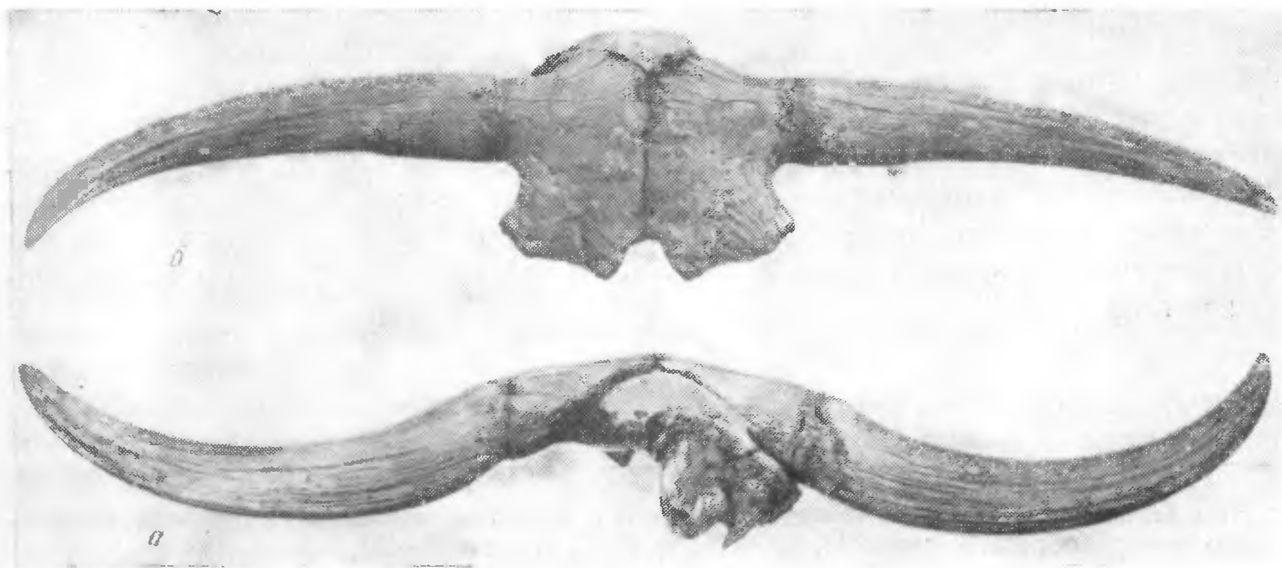
Пластотип. Самец ad. Мозговая часть черепа с роговыми стержнями. Vernon, Texas. Коллекция Colorado Mus. Nat. History, N 1147.

Распространение. Известен один экземпляр из типичного местонахождения.

Геологический возраст. Ранний (?), средний плейстоцен.

Рис. 15. Bison (Bison) priscus gigas, голотип

а — вид сзади; *б* — вид сверху



Описание. Крупный бизон. Расстояние между концами роговых стержней — 1071 мм. Ширина лба между орбитами и основаниями рогов — 325 мм. Роговые стержни массивные с ясно намеченным спиральным изгибом. Височные впадины, видимо, более широкие, чем у других американских видов.

Замечание. Возможно, что этот череп принадлежит одному из наиболее ранних мигрантов из Азии, так как по общему характеру череп и роговые стержни сходны с ранними бизонами Старого Света (типа B. schoetensacki) и отличается лишь более крупными размерами. Однако следует указать, что известные из Южной Сибири (Минуса) B. schoetensacki обладают более крупными размерами, чем европейские.

Bison (Bison) priscus latifrons (Harlan) [19]

Bos latifrons Harlan, 1825, Fauna Americana, p. 273.
Bison ferox Marsh, 1877, Amer. Journ. of Sci.; Ser. 3, v. 14, p. 252.
Bos crampianus Cope, 1894, Proc. Acad. Nat. Sci; Philadelphia, v. 9, p. 456.
Bos arizonica Blake, 1898, Amer. Geol., v. 22, N 2, p. 65.
Bison regius Hay, 1913, Proc. U. S. Nat. Mus., v. 46 (1914), p. 192—194.
Bison angularis Figgins, 1935, Proc. Colorado Mus. Nat. Hist., v. 12, N 4, p. 23.
Bison rotundus Figgins, 1933, Proc. Colorado Mus. Nat. Hist., v. 12, N 4, p. 24.
Bison aguascalentensis Mooser et Dalquest, 1975, Journ. Mammalogy, v. 56, N 4, p. 815.

Голотип. Самец ad. Часть мозгового отдела черепа с частью левого стержня. 12—14 миль к северу от Big Bone Lick, Kentucky. Коллекция Academy of Nat. Sciences, Philadelphia, N 12 993.

Распространение. США, за исключением северных штатов, северная Мексика.

Геологический возраст. Средний плейстоцен (Сангамон).

Описание. Самый крупный из всех известных Bison. Череп очень широкий, массивный, роговые стержни гигантские, направлены в стороны и лишь очень слабо отклонены назад. Изогнуты в одной плоскости без спирали, изменчивы по величине кривизны. Расстояние между концами 1422—2129 мм. Ширина лба между орбитами и основаниями рогов 348—402 мм; общая длина черепа 640 мм. Лобные кости плоские или слабовыпуклые. Мозговой отдел широкий, измененный приспособлением к огромным рогам. Орбиты трубкообразны, направлены слегка вперед и вверх. Лицевой отдел сравнительно слабый, но с большими nasalia, хорошо выраженным processus massetericus. Затылочный отдел специализирован в соответствии с очень тяжелой головой и мощной мускулатурой, поддерживающей ее.

[19] Для американских Bison приводится только краткая основная синонимия. В деталях она разобрана в книге M. F. Skinner, O. C. Kaisen [1947].

Bison (Bison) priscus gigas Flerow

Bison priscus gigas Flerow, 1969, Paläontolog. Abhandl. Abt. A, Paläozoologie, B. III, Heft 3/4, S. 514.

Голотип. Самец ad. Мозговая часть черепа с роговыми стержнями, Хогот, Бурятской АССР. Коллекция Палеонтологического института АН СССР, № 2654.

Распространение. Южная часть Восточной Европы (на запад до Волги), Казахстан, Южная Сибирь, Северная Монголия, на востоке известны в Бурятии. Форма, аналогичная американскому B. latifrons, близкая к нему по размерам и, вероятно, жившая в сходных ландшафтных и климатических условиях и в тех же широтах. Несомненно, обитатель открытых пространств.

Геологический возраст. Конец миндель-рисса — начало рисса. Возможно, что эта форма несколько древнее B. priscus priscus и B. priscus crassicornis, которые, может быть, сменили ее в восточной части ареала B. priscus в риссе.

Описание. Самый крупный из всех европейских и азиатских Bison. Расстояние между концами рогов от 1400 до 2000 мм, длина стержней по наружной кривизне 750—850 мм, ширина лба наименьшая между орбитами и роговыми стержнями 310—360 мм. Роговые стержни очень длинные, направленные резко в стороны, почти под прямым углом к продольной оси черепа. Основания стержней отогнуты вниз ниже лобной поверхности, вследствие чего расстояние между их нижними краями и верхними краями processi zygomatici ossae temporalia очень мало (около 10 мм), иногда они почти соприкасаются. Стержни очень слабо изогнуты в одной плоскости дугообразно в стороны и немного вверх или вперед. Концы стержней находятся приблизительно на уровне лба, немного выше или ниже.

Череп сходен по строению некоторых отделов с черепом Bison priscus priscus. Лицевой отдел узкий и удлиненный. Объем носовой полости умеренный (обитание в теплоумеренных климатических зонах). Ширина мозгового отдела абсолютно и относительно больше, чем у Bison priscus priscus. Все образования для прикрепления связок и мышц, поддерживающих голову, мощны в связи с очень большой тяжестью головы и постоянным наклоном и подъемом ее при добывании корма с земли. Ossa intermaxillaria построена по типу настоящих грассифагов, они имеют на передненаружном крае выступающие наружу лопастеобразные выросты. Рыло спереди образует широкую область, представляющую антагониста расширенной системе разцеобразных зубов, приспособленной для подрезания большого количества травы, в противоположность долотообразным резцам лесных Bison.

Нижняя челюсть неизвестна, но, судя по суставной поверхности на черепе для сочленения блока, она должна быть построена сходно с Bison bison bison и приспособлена для перетирания жестких степных трав (см. описание нижней челюсти и механики ее движений ниже — при описании степного американского бизона).

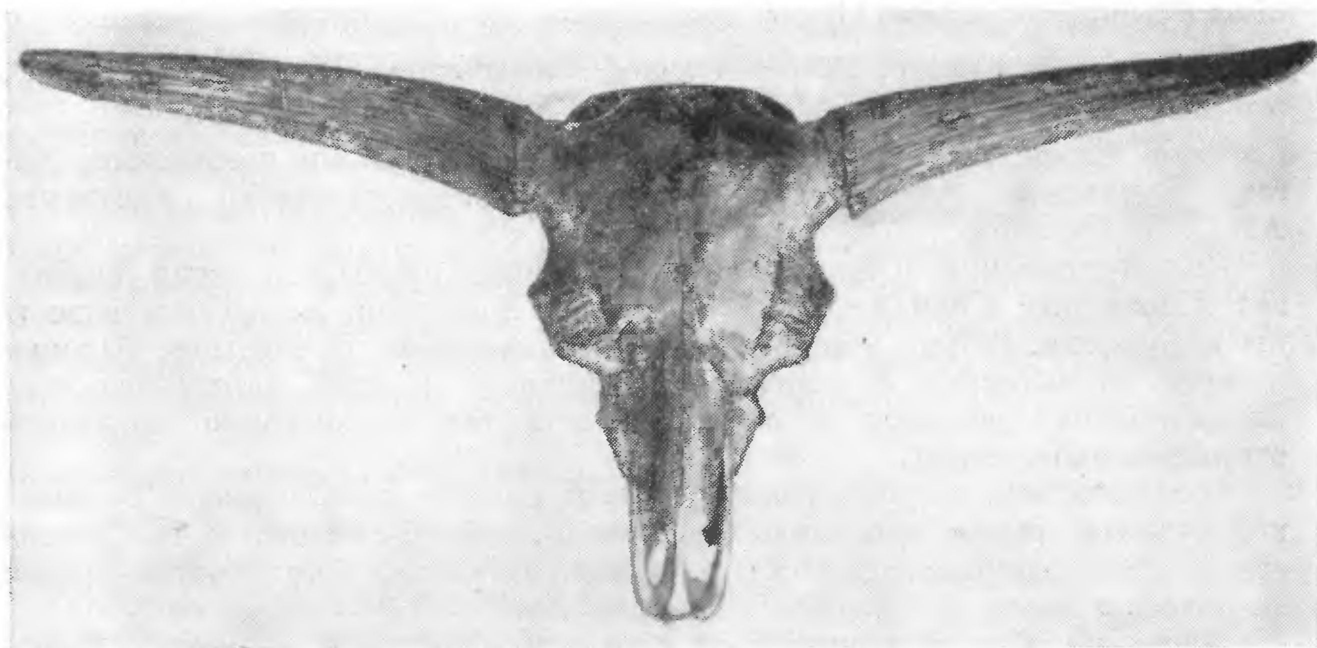


Рис. 16. Череп самца Bison priscus gigas, вид сверху. Окрестности г. Павлодара

Рис. 17. Череп самца Bison priscus gigas, вид снизу. Окрестности г. Павлодара



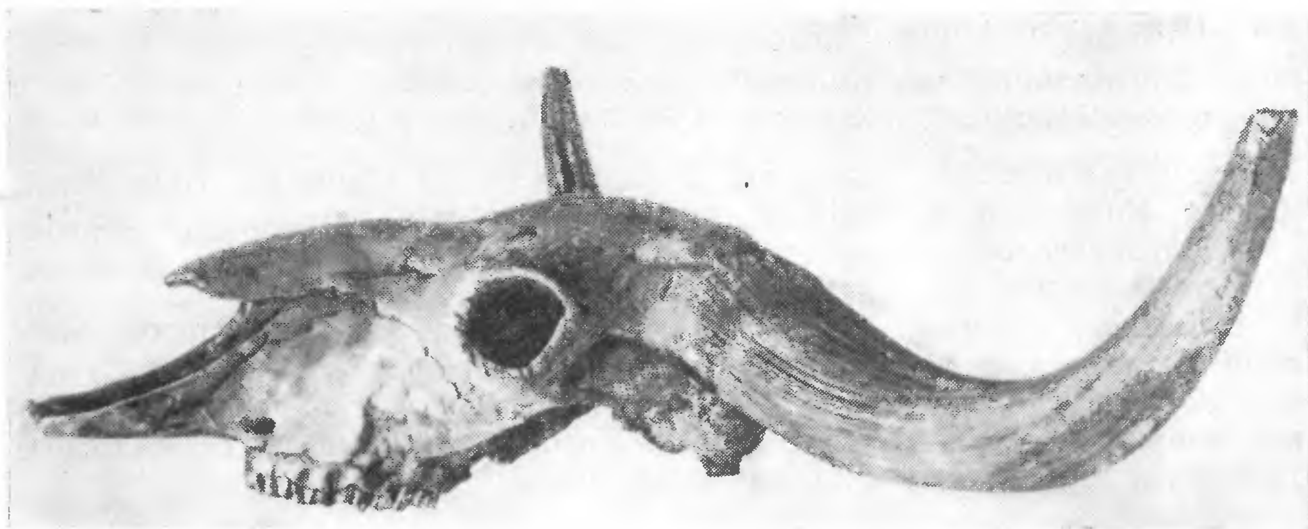


Рис. 18. Череп самца Bison priscus gigas, вид сбоку. Окрестности г. Павлодара

Все основные признаки Bison priscus gigas характеризуют его как обитателя открытых степных ландшафтов теплоумеренного климата, типичного грассифага, в состав кормов которого входила в основном травянистая растительность.

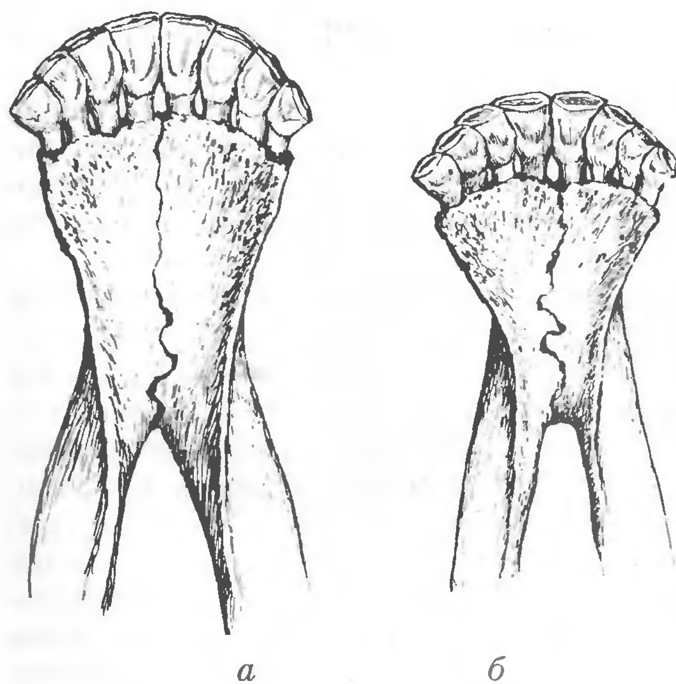


Рис. 19. Симфизарный отдел нижней челюсти

а — Bison priscus priscus;
б — Bison priscus athabascae

Bison (Bison) priscus alleni Marsh

Bison alleni Marsh, 1877, Amer. Journ. Sci., Ser. 3, v. 14, p. 252.
Bison willistoni Martin, 1924, Kansas Univ. Sci. Bull., v. 15, N 6, p. 273.

Голотип (*пластотип*). Самец ad. Правый роговой стержень. Blue River, Kansas. Коллекция Peabody Museum of Vertebrate Paleontology, No 911.

Распространение. Западные и центральные штаты.

Геологический возраст. Средний плейстоцен.

Описание. Крупные бизоны. Череп широкий, роговые стержни массивные. Расстояние между концами роговых стержней 1100—1338 мм. Лобные кости широкие и слегка выпуклые. Орбиты не сильно трубкообразны, направлены в стороны и вперед. Носовые кости широкие. Затылочный отдел округленный и хорошо выделенный.

Bison (Bison) priscus mediator Hilzheimer

Bison bonasus mediator Hilheimer, 1918, Arch. Naturgesch., B. 84, div. A, N 6, p. 67—73, text figs 18, 19.
Bison priscus deminutus Gromova, 1935, Труды ЗИН АН СССР, т. 2, с. 124 (partim).
Bison ? (Parabison) schoetensacki mediator Skinner and Kaisen, 1947, Bull. Amer. Mus. Nat. Hist., v. 89, p. 226.

Голотип. Самец ad. Полный левый роговой стержень с частью лобной кости до среднего лобного шва. Phoeben, ГДР. Коллекция Mark Museum, Berlin, Katalog 8, N 235.

Распространение. Европа, Западная Азия (палеарктическая) на восток до Енисея.

Геологический возраст. Поздний плейстоцен (средний вюрм), до самого раннего голоцена.

Описание. Крупные бизоны, по размерам черепа мало уступающие B. priscus priscus и сходные с ними по строению черепа. Роговые стержни короче, массивные, сильно изогнутые, расстояние между концами стержней 670—900 мм, наименьшая ширина лба (между орбитами и основаниями роговых стержней) 270—330 мм.

Для понимания экстерьера, волосяного покрова и окраски поздних Bison priscus Европы огромную помощь оказывают рисунки и скульптуры позднепалеолитического человека. Классическая настенная живопись в пещерах Альтамира, Фон де Хом, Комбарель, Ласко, где бизоны изображены с поразительным мастерством, дает полное представление о внешнем виде животных. Изображения относятся к эпохе культур ориньян, гравет, салютре и мадлен, т. е. от 35 000 до 10 000 лет до нашей эры. Весьма интересно, что можно наблюдать постепенную эволюцию стилей изображения от примитивного ориньякского до классического мадленского и параллельное изменение типа бизонов от поздневюрмского Bison priscus mediator до Bison bonasus. Изображения граветские и салютрейские характеризуются всеми признаками экстерьера, распределения волосяного покрова и окраски, свойственной поздним Bison priscus. Об

этом мы можем судить теперь, имея достаточно точные данные о внешнем облике одновременных с европейскими бизонов северо-востока Сибири и Аляски — Bison priscus occidentalis. Бизоны Европы, изображенные позднепалеолитическими художниками, по внешним признакам совершенно сходны с сибирскими и аляскинскими. С другой стороны, поздние изображения мадлена (12 000—8000 лет до нашей эры) отчетливо несут все черты, свойственные зубрам Bison bonasus. У них более однотонная окраска, характерная меньшая борода, грива на верху шеи и

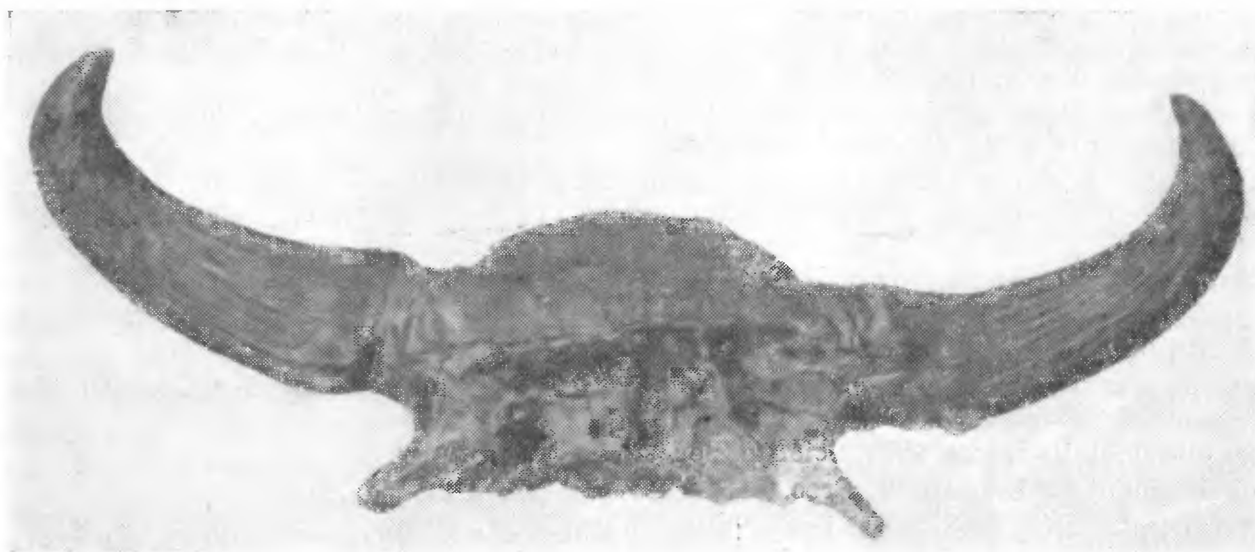
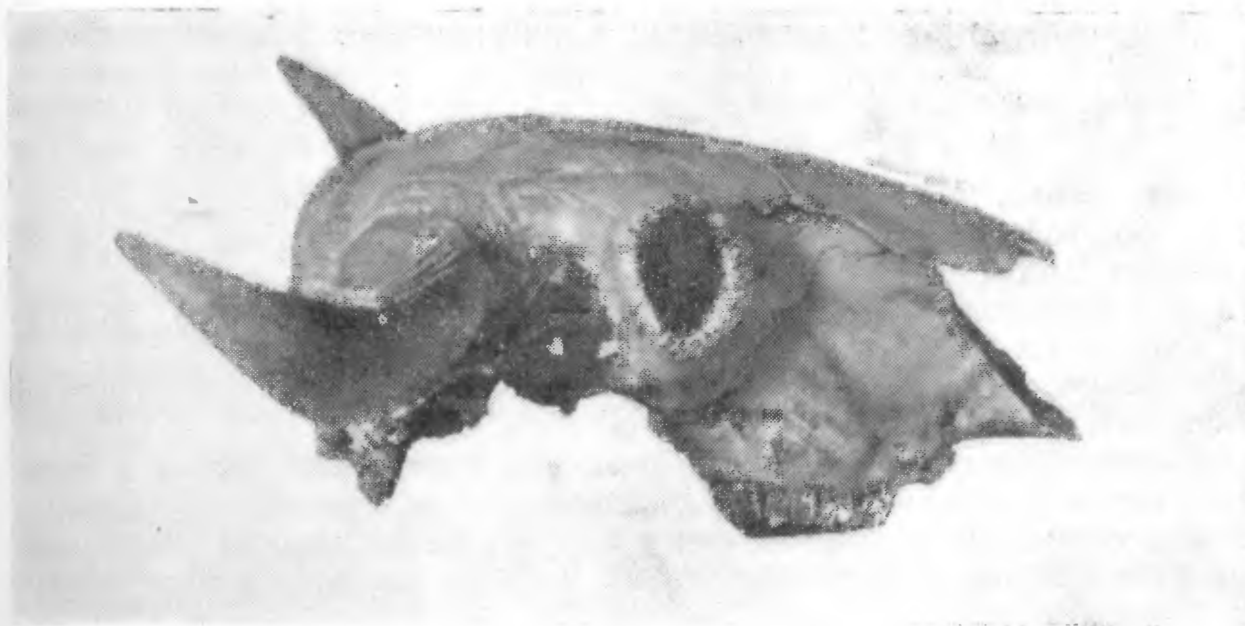


Рис. 20. Череп самца Bison priscus mediator, вид спереди. Жешув, Западная Украина

Рис. 21. Череп самца Bison priscus mediator, вид сбоку. Жешув, Западная Украина



загривке, менее развитый горб. Не имея трупов европейских бизонов из-за отсутствия мерзлоты мы на основании скелетов и палеолитических изображений можем с значительной степенью уверенности говорить о том, что позднеплейстоценовые бизоны Европы (Bison priscus mediator) были очень близки к одновременным бизонам Восточной Сибири и Северной Америки.

Bison priscus occidentalis (Lucas)

Gmelin, J., 1752, Reise durch Sibirien, Th. 3, 8, 5, 152. Crania Buffalorum gigantea Pallas, 1768, Novi Comment. Acad. Sci. Imp. Petropol., I. 13 (1769), p. 460—468, pl. II.

Aurochs Cuvier, G. 1808, Ann. Mus. d'Hist. Nat., Paris, v. 12, p. 386, pl. 34, figs 4, 5; 1812, Ossemens fossiles, v. 4, p. 54—58, pl. 3, figs 4, 5.

Boves pallasii Baer, 1823, De fossilibus mammalium reliquiisin Prussia, Regiomonti, Typis Hartungianis, p. 27, 28, Nomen oblitum.

Urus priscus Bojanus, 1827, Nova Acta Acad. Caes. Leopoldino — Carolinae, v. 13, pt. 2, p. 427 (голотип Боянуса в серии указанный как № 1, но не описанный и не изображенный).

Bos (Bison) priscus von Meyer, 1832, Palaeologica, p. 96.

Bison antiquus Leidy, Allen 1876, Mem. Mus. Compar. Zool., v. 4, N 10, p. 24, 25, tab. 4, U. S. Nat. Mus. N 7529 (Partim).

Bison priscus Tscherski, 1892, Mem. Acad. Imp. Sci., St. Petersbourg, Ser. 7, v. 40, N 1 (1893), p. 76—85.

Bison occidentalis Lucas, 1898, Science, Ser. 2, v. 8, p. 678.

Bison occidentalis Lucas 1899, Proc. U. S. Nat. Museum, v. 21, p. 758.

Bison priscus Hay, 1913, Proc. U. S. Nation. Mus., v. 46 (1914), p. 161, pl. 8, fig. 3.

Bison exiguus Matsumoto, 1915, Sci. Rept. Tohoku. Imp. Univ. Sendai. ser. 2 (Geol.). v. 3, N 1, p. 32.

Bison priscus Hilzheimer, 1918, Arch. Naturgesch., B. 84, div. A, N 6, S. 59.

Bison priscus priscus Громова, 1935, Труды ЗИН АН СССР, т. 2, с. 93—95, табл. 1, фиг. 1, 2; табл. 2, фиг. 1, 2.

Bison priscus tsherskii Громова, 1935, Труды ЗИН АН СССР, т. 2, с. 133—137.

Bison priscus deminutus Gromova, 1935, Труды ЗИН АН СССР, т. 2, с. 124 (partim).

Bison (Platycerobison) geisti Skinner and Kaisen, 1947, Bull. Amer. Mus. Nat. Hist., v. 89, p. 150, 199—201.

Bison (Bison) praeoccidentalis Skinner and Kaisen, 1947, Bul. Amer. Mus. Nat. Hist., v. 89, p. 149, 174—176 (partim).

Голотип. Самец. Мозговая часть черепа с целым правым и частью левого рогового стержня. Около форта Юкон. Коллектор Ричардсон. Коллекция United States National Museum: V. P. 4157.

Географическое распространение. Восточная Сибирь, на запад до Енисея; Аляска, Канада.

Геологический возраст. Поздний плейстоцен (средний вюрм — средний висконсин) до самого раннего голоцена.

Описание. Крупные бизоны, по размерам и строению черепа и посткраниального скелета сходные с Bison priscus crassicornis. Роговые стержни массивные, но короче, чем у последнего. Расстояние между концами 670—800 мм. В настоящее время сравнительно с другими вымер-

шими расами Bison priscus хорошо известен по находкам из вечной мерзлоты. Экстерьерные признаки, которые выяснены по скелетам и трупам, почти полностью сходны с ныне живущим канадским лесным бизоном (Bison priscus athabascae) и в некоторых отношениях с Bison bonasus.

Копыта. Копыта передних конечностей сильно серпообразно изогнуты, так что конец наружного пальца налегает на внутренний. С годовалого возраста на внутреннем копыте имеется площадка стирания на верхней стороне дистального конца и соответствующая площадка на дистальном конце подошвы наружного копыта. Копыта очень широкие, шире, чем у других видов Bison, слабо суживающиеся от пятки к концу, почти равной ширины, по всей длине. След почти округлый.

Копыта задних конечностей, как у всех Bison, более узкие, серпообразный изгиб слабее, концы почти не налегают друг на друга. Размеры (в мм) переднего копыта у 2,5-летней коровы: длина — 125, ширина — 60, общая ширина копыта по подошве 120.

У канадского лесного бизона (Bison priscus athabascae), самого крупного из ныне живущих Bison, копыта старых самцов могут достигать в длину 190, а в ширину 175 мм. Так как Bison priscus occidentalis был еще крупнее, чем лесной канадский бизон, то и копыта у него были больше.

Такое строение копыт, не свойственное бизонам, а сходное в некоторой степени с копытами северного оленя Rangifer, указывает на сходную же с ним адаптацию. Опорная функция, одна из ведущих у копытных, направлена у Bison priscus occidentalis на захват большей площади опоры при широких копытах, что необходимо при передвижении по мягким грунтам [Флеров, 1962]. Отсюда следует, что рассматриваемая форма Bison была хорошо адаптирована к жизни в северных таежных и лесотундровых зонах, где широко распространены характерные сфагновые ассоциации. Вместе с тем большая ширина копыт облегчает животному передвижение по смерзающимся снегам. Если бизон вследствие своего большого веса пробивает наст, то образующееся отверстие бывает на много шире метакарпальной и метатарзальной части конечностей, и ранения не происходит. Животные же с узкими копытами — лось, марал — совершенно не приспособлены к хождению по настам и постоянно получают тяжелые ранения.

Волосяной покров [20]. Волосяной покров сильно разнится по длине на разных частях тела. Но в общем очень мягкий, шелковистый. В зимнем меху все тело покрыто длинными волосами, кроме конечностей ниже предплечья и пятки, где волосы более короткие, прямые. На остальном теле шерсть волнистая, крупнокурчавая. Волосы на лбу и темени длин-

[20] Описание волос и окраски составлено в основном по экземпляру из вечной мерзлоты Якутии (р. Индигирка, 45 км ниже поселка Белогорск), у которого сохранился полный волосяной покров. Кроме того, использованы другие материалы с Вилюя, Яны и окрестностей Файрбэнкс (Fairbanks, Аляска).

нее, чем на других частях головы, волнистые, длина их до 300 мм. На щеках и переносье короче, в крупных крутых завитках. Борода и подвес на нижней стороне шеи и груди очень длинные. Длина волос в бороде до 750 мм, подвес шеи 500 мм. Борода плоская, слабо отграниченная от подвеса шеи. Горб и шея покрыты сильно закрученными волосами, образующими крупные, до 30—40 мм^2 отдельные завитки; длина остевых волос здесь до 100 мм. На предплечьях волосы длинные, волнистые, но образуют на задней стороне не большие широкие «штаны», как у Bison bison, а простой подвес, как у Bison bonasus.

Задняя часть туловища за горбом и лопатками имеет несколько более короткий волосяной покров, особенно на верхней части. Здесь волосы имеют длину около 50—60 мм. По направлению к низу волосы удлиняются. На брюхе, на передней и задней частях задних конечностей от колена до пяточного сустава образуется подвес. На брюхе его длина около 200, на задних конечностях 150—200 мм. Конечности ниже метакарпального и ниже пяточного суставов несут короткий, почти прямой волос, длина ости здесь около 35—40 мм. Хвост весь от корня покрыт длинными густыми волосами, постепенно удлиняющимися в дистальном направлении. Волосы кисти хвоста, особенно у взрослых быков, очень длинные — около 600 мм. Кисть состоит из многочисленных обособленных волнистых прядей, подобно Bison bonasus. На всем теле, включая конечности до копыт и хвост,— густой очень тонкий, мягкий, завитой подшерсток. Направляющие волосы слабо отличны от остевых. Вибриссы короткие, лишь немного длиннее волос ости. Они присутствуют над верхней и под нижней губой, около ноздрей и над глазами. Ресницы жесткие, не длиннее остей.

Окраска. Многоцветная, яркая, резко изменяющаяся на разных частях тела. В полном зимнем меху, начиная с периода гона, голова темно-кофейная или черно-кофейная. Наиболее темно окрашена лицевая часть — переносье, щеки, борода, но волосы здесь имеют бурые основания, подшерсток коричневый, поэтому везде на голове сквозь темную окраску просвечивает коричневый тон. Лоб и междурожье у самок рыже-бурые. Щеки несколько светлее переносья, с примесью бурого цвета. Уши темные, черно-кофейные. Борода состоит из черных, коричневых и бурых волос. Верх шеи, горб и загривок рыжевато-охристые, яркие, светлые, светлее лба и темени. На боках шеи и плечах этот цвет постепенно переходит в красно-рыжий, вишневый, темнеющий по направлению вниз. Подвес на нижней стороне шеи и на груди черно-кофейный с примесью бурых волос. Часть туловища, за горбом и лопатками темно-рыжая или коричнево-бурая. Плечи и предплечья темные, рыжевато-вишневые. Дистальная часть передних конечностей от метакарпального («коленного») сустава вниз переходит в светлый рыже-охристый тон, сходный с тоном загривка. Подвес на брюхе бурый, светлее боков. Верх задней части туловища в тазовой области мышино-серый с коричневым налетом, книзу постепенно переходит в коричнево-бурый, так же как и на боках. Бедра темно-шоколадно-бурые. От пяточного сустава вниз на задних конечностях окраска светлая, рыже-охристая до самых копыт, как и на дистальной части передних.

Подвес на окороках ниже колена и сзади над пяточным суставом светлый, коричнево-бурый. Кисть хвоста темная, черно-кофейная.

Подшерсток на всем теле, за исключением головы, светло-бурый или охристо-бурый. У взрослых быков Bison priscus occidentalis окраска, видимо, была более темная, чем описанная здесь, так как описание составлено в основном по экземпляру 2,5-летней самки. Присутствовала значительная примесь черного тона. Низ конечностей у старых животных был более темный, коричневатый.

Экстерьерные признаки. Голова высоко поднята, в естественном положении направлена мордой вперед и вниз. Горб очень велик, самая высокая его точка находилась посередине, линия спины сильно прогнута позади горба (в области последних грудных и передних поясничных позвонков). Крестец высокий, задние конечности длинные, поэтому спина не имеет пологого спуска назад к хвосту. Постав конечностей прямой, не подобранный под туловищем, задние конечности не саблистые. Хвост короткий (у самки 2,5 лет его длина 30 см), покрыт длинными волосами, поэтому конец кисти всегда достигал пяточного сустава, в зимнем меху спускался значительно ниже него.

Bison (Bison) priscus athabascae Rhoads, Woodland bison

Bison americanus (Gmelin) Smith, Allen, 1876, Mem. Mus. Comp. Zool., v. 4, N 10 (partim).

Bison americanus, var. ? Seton (Thompsom), 1886, Proc. Canad. Inst., ser. 3, v. 3, p. 144.

Bison bison athabascae Rhoads, 1897, Proc. Acad. Natur. Sci., Philadelphia, v. 49, p. 492—500.

Bos (Bison) bison athabascae Lydekker, 1898, Wild oxon, sheep and goats of all lands, p. 5, 50, 90, 91.

Голотип. Самец ad. Убит индейцами в пределах 50 миль к юго-западу от форта Резолюшен (Северо-Западная территория, Канада), вероятно, в марте 1892 г. Доставлен Пайком (Pike). Коллекция Национального музея Канады, № 299, accesion N 92—1.

Распространение. В настоящее время сохранилось несколько сот экземпляров в северной части Вуд Бэфелло Парк (Wood Buffalo Park) в Канаде. Раньше был широко распространен в Северо-Западной Канаде (лесные области), на Аляске и во всей Северо-Восточной Сибири. На западе, возможно, достигал Енисея.

Геологический возраст. Ранний голоцен — современный.

Описание. Крупные бизоны. Череп очень крупный, широкий, наибольшая длина 560—610 мм (средняя 580); ширина лба позади орбит 270—330 мм (средняя 310); ширина по задним стенкам орбит 325—390 мм (средняя 360). Череп длинный и очень широкий. Носовые кости сравнительно слабо суживаются клинообразно кпереди, разница в ширине переднего и заднего отделов мала, они могут быть почти прямые. На лбу позади носовых костей большей частью имеется впадина. Роговые стержни

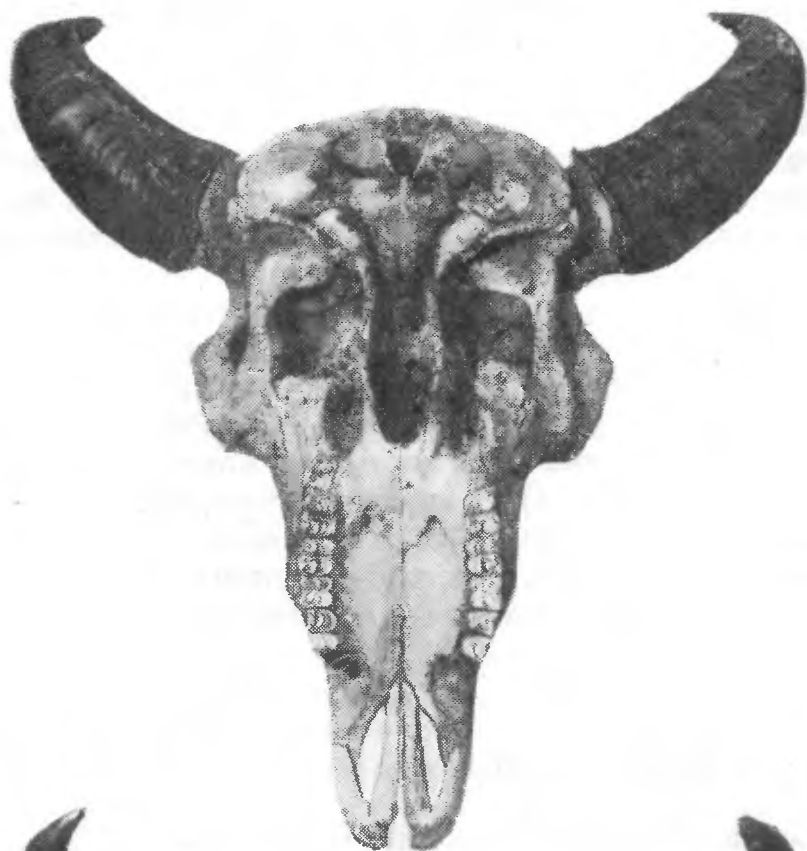


Рис. 22. Череп самца Bison priscus athabascae, вид снизу. Национальный парк Вуд Бэфелло

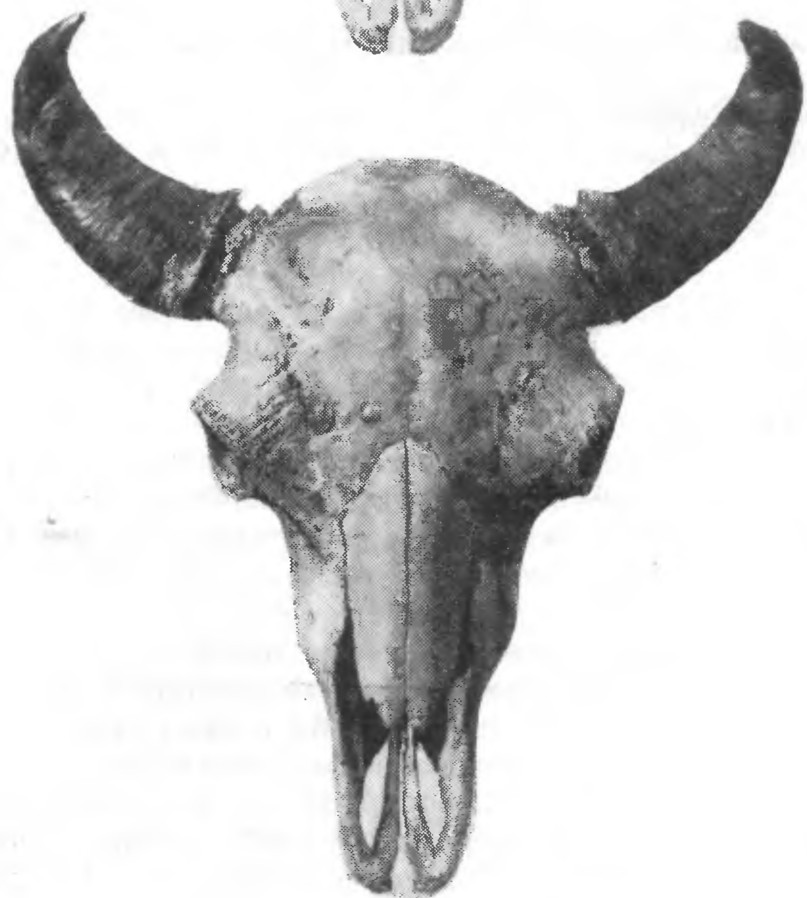


Рис. 23. Череп самца Bison priscus athabascae, вид сверху. Национальный парк Вуд Бэфелло

длинные, длиннее, чем у всех остальных современных форм Bison и поздних вымерших из Северо-Восточной Сибири. Расстояние между их концами 585—740 мм (среднее 665). Роговые стержни слабо согнуты вниз, их концы находятся выше лобной поверхности. Стержни очень толстые, диаметр по короне 80—110 мм (средний 95). Основания их умеренно опущенные, так что расстояние между ними и наружным слуховым отверстием приблизительно равно или немного больше вертикального диаметра foramen magnum. Sulcus supraorbitalis имеет ответвления на орбитальную трубку. Предглазничная впадина слабо выраженная. Глоточные бугры очень велики и длинны, ругозисты, образуют гребешки и отростки, выдвинуты вперед и заходят внутрь хоаны значительно дальше allae magnae. Musculus longus capitis развит сильно в связи с очень тяжелой головой и рогами. Передние концы затылочных мыщелков впереди foramen magnum сближены, расстояние между ними около 8 мм.

Рога (роговые чехлы) очень массивные, толстые при основании, обхват приблизительно на $^1/_4$ больше, чем у Bison bison и Bison bonasus. Это в значительной степени объясняется толщиной стенок рогового чехла. Обхват рогового чехла взрослого самца при основании у Bison priscus athabascae около 360 мм; у Bison bison и Bison bonasus — около 290 мм. Изгиб рогового чехла сильный, особенно в дистальной половине, с хорошо видной спиралью. Концы их загнуты вверх и внутрь. По степени изгиба приближается к рогам Bison bonasus bonasus. Большая толщина стенок роговых чехлов, свойственна всем Bison priscus — и длиннорогим, и короткорогим расам этого вида (по крайней мере, тем, у которых известны роговые чехлы, сохранившиеся в ископаемом состоянии). У самок Bison priscus стенки чехлов очень толстые, много толще, чем у Bison bonasus и Bison bison. У взрослых быков Bison priscus athabascae толщина сте-

Рис. 24. Череп самца Bison priscus athabascae, вид сбоку. Национальный парк Вуд Бэфелло



нок роговых чехлов может достигать 2,5 см и более, а у вымерших длиннорогих рас еще больше. В противоположность этому у Bison bison и Bison bonasus толщина не превышает 1,5 см.

Возрастные изменения рогов Bison priscus athabascae протекают следующим образом. К двум годам молодые самцы приобретают почти прямые рога, резко направленные вверх и в стороны. К трем годам образуется изгиб, постепенно переходящий в спираль взрослых. У коров этой стадии прямых рогов не бывает, их рога сразу становятся изогнутыми, как у взрослых.

Нижняя челюсть. Ветви (pars dentalis) невысокие, ниже, чем у Bison bison, но немного выше, чем у Bison bonasus, их высота на уровне M_3 меньше длины $M_2 + M_3$, приблизительно равна или немного больше длины $M_1 + M_2$ (около 63 мм).

Передний отдел в области симфиза высокий, вдоль шва снизу сильно выступающий гребень. Резцовая часть не расширенная, как у Bison bison, а сходна с таковой других форм Bison priscus в связи со смешанным составом кормов, подобно Bison bonasus.

Копыта. По строению вполне сходны с копытами Bison priscus occidentalis, но несколько у́же.

Волосяной покров. В основном сходен с покровом Bison prascus occidentalis. На всем теле густой, очень тонкий, шелковистый и курчавый. Более жесткие волосы в бороде, подвесе, на предплечье и в кисти хвоста. Передняя половина покрыта густым курчавым волосом, особенно сильно курчавость выражена на морде (на щеках). Волосы на темени и между рогами у быков длинные, образуют большую челку, наклоненную вперед, как у Bison bonasus, но большего объема. У коров челка вполне сходна с челкой зубриц.

Борода маленькая, плоская. Подвес под шеей небольшой. На предплечьях волосы мало удлинены, никогда не образуется таких больших «штанов», как у степного бизона. В зимнем меху на брюхе и на задних конечностях выше пятки отростает длинный подвес. Хвост зимой оволосен длинными волосами от корня. Телята имеют хорошо выраженную курчавость на всем теле, за исключением морды и дистальных частей конечностей.

Окраска. Очень сходна с окраской Bison priscus occidentalis. В полном зимнем меху яркая, многоцветная, в общем темная, более темная, чем у степных бизонов, за исключением отдельных участков. Голова черно-кофейная, без светлых мест на носу и под нижней губой. Челка и переносье у быков темно-кофейные, щеки и борода черно-кофейные. Уши, подвес на шее и груди и кисть хвоста также черно-кофейные. Верх шеи, горб и загривок рыжевато-охристые, яркие, светлые. На боках шеи и плечах эта окраска постепенно переходит в красно-рыжую или вишневую, темнеющую по направлению вниз и назад. За лопатками окраска туловища становится темной — коричнево-бурой. Дистальные части конечностей темные в отличие от Bison priscus occidentalis.

У коров челка светлая, охристо- или рыже-бурая, так же как и верх

переносья, сходные с окраской зубриц. Кисть хвоста у коров бурая или рыже-бурая.

Новорожденные телята рыже-охристые, светлые. К полугодовалому возрасту у них сильно темнеет голова, предплечья и проксимальная часть задних конечностей над пяточным суставом. Подвес под шеей и брюхом и хвост остаются светлыми. Светло окрашены также дистальные отделы конечностей ниже метакарпального и пяточного суставов. На метакарпальном суставе впереди темное пятно.

В годовалом возрасте телята приобретают окраску, сходную с таковой взрослых, но без резко выраженного рыже-охристого цвета на горбу.

Экстерьерные признаки. Конечности высокие, голова велика, высоко поднята (как у B. bonasus), очень высокий горб обособлен, линия спины с прогибом позади лопаток, крестец высокий, задние конечности прямые, длинные, поэтому спина, как у зубра, не имеет пологого спуска к хвосту. Постав конечностей прямой, не подобранный под туловище. Хвост короткий [21], кисть большая, конец кисти в земнем меху достигает или почти достигает пяточного сустава.

Американские южные бизоны конца плейстоцена и современные

Bison (Bison) bison Linnaeus, Plain bison

Bos bison Linnaeus, 1758, Systema naturae, ed. 10, v. 1, p. 72.

Bos americanus Gmelin, 1788, Systema naturae, v. 1, p. 204,

Bos (Bison) americanus Hamilton Smith, 1827, in Cuvier G., The animal kingdom, with additional descriptions of all the species hitherto named, and of many not before noticed, by Edward Griffith and athers, v. 5, p. 374.

Тип. Неизвестен. Описан из Центрального Канзаса («Quivira Region» [22]).

Распространение. Южная Канада, США, Мексика (кроме южной).

Геологический возраст. Современный.

Описание. Бизоны больших размеров. Череп крупный (относительно для Bison). Размеры (в мм): наибольшая длина 490—630, ширина между орбитами и роговыми стержнями 240—357, ширина по задним стенкам орбит 270—400. Череп относительно длинный и широкий в лобной части. Лицевой отдел удлинен. Передние концы intermaxillaria имеют на передненаружном крае выступающие наружу лопастеобразные выросты. Рыло спереди расширено, это свойственно из Pecora типичным травоядным, у которых вся система резцов, расширенных и отогнутых наружу, имеет увеличенный общий край, приспособленный для захвата и подрезания большого количества травы, поэтому и антагонисты резцов — межчелюстные кости — расширены. Одинаковое строение у самцов и самок. Небные

[21] Короче, чем у Bison bonasus, что связано с обитанием в северных холодных областях.

[22] *P. Hershkovitz.*— Proc. Biol. Soc. Washington, v. 70, p. 31, 1957.

отростки intermaxillare сильно суживаются назад к vomer, они толстые, высота их увеличивается кзади. На дорзальной поверхности образуется глубокий продольный желоб, на латеральных поверхностях также продольные желобки, нижняя поверхность плоская. Носовые кости относительно длинные и узкие. Они в той или иной степени кпереди клинообразно суживаются, так что наибольшая ширина их на уровне шва между слезными и лобными костями, что у самок обычно выражено сильнее, чем у самцов. На лбу впадин нет, или они очень слабо выражены; поверхность лба ровная, выпуклая. У самок лоб гладкий. Над орбитами спереди в области передней трети sulcus supraorbitalis по бокам задних концов nasalia намечаются небольшие вдавления.

Роговые стержни направлены в стороны и назад, так что их концы у большинства форм значительно выступают назад за задний край черепа. Стержни, изменяющиеся по длине, расстояние между их концами 485—975 мм [23]. Они в той или иной степени отогнуты вниз, ниже лобной поверхности. Концы стержней направлены назад и вверх. Стержни изменчивы по толщине при основании (диаметр по короне 65—95, среднее 75 мм). Основания роговых стержней опущены, так что расстояние между ними и наружным слуховым отверстием очень мало, меньше или равно вертикальному диаметру foramen magnum. Опускание роговых стержней за уровень лба обычно очень значительно. У самцов верхняя сторона основания роговых стержней находится много ниже уровня лобной поверхности. Однако эти отношения подвержены иногда довольно значительным индивидуальным изменениям.

Изгиб рогов различен у разных подвидов, но всегда спиральный загиб слабее, чем у B. bonasus.

С возрастом изгиб рогов у быков проходит те же стадии, что и у Bison priscus athabascae, но стадия двухлетняя, «spike bull» (прямые направленные в стороны и вверх рога) выражена более резко. Толщина стенок роговых чехлов умеренная и не превышает 1—1,5 см. В связи с этим обхват роговых чехлов взрослых самцов приблизительно на $^1/_4$ меньше, чем у Bison priscus athabascae, т. е. около 290 мм. Sulcus supraorbitalis выражен относительно слабо и не бывает полным над всей орбитой, часто разорван, отверстия малы; если есть ответвления, то они выражены только на «стакане» орбиты. Sulcus неглубокий и часто узкий. Окостенение его сильное, так что в задней части он зарастает и образует замкнутый канал, не меньше, чем на $^1/_3$ своей длины. Foramen supraorbitale открывается обычно в замкнутый канал sulcus, а не свободно на лобную поверхность, и сверху не видно. Боковые ответвления часто окостеневают и могут образовывать замкнутые канальцы. У самок sulcus очень узкий и обычно далеко не достигает слезной кости.

Орбиты направлены сильно в стороны и вперед. Слезные кости широкие, без выемки спереди и не имеют обособленного зубца. Предглазничной впадины нет ни у самцов, ни у самок. Двигатели верхней губы

[23] У современных B. bison bison не больше 665 мм.

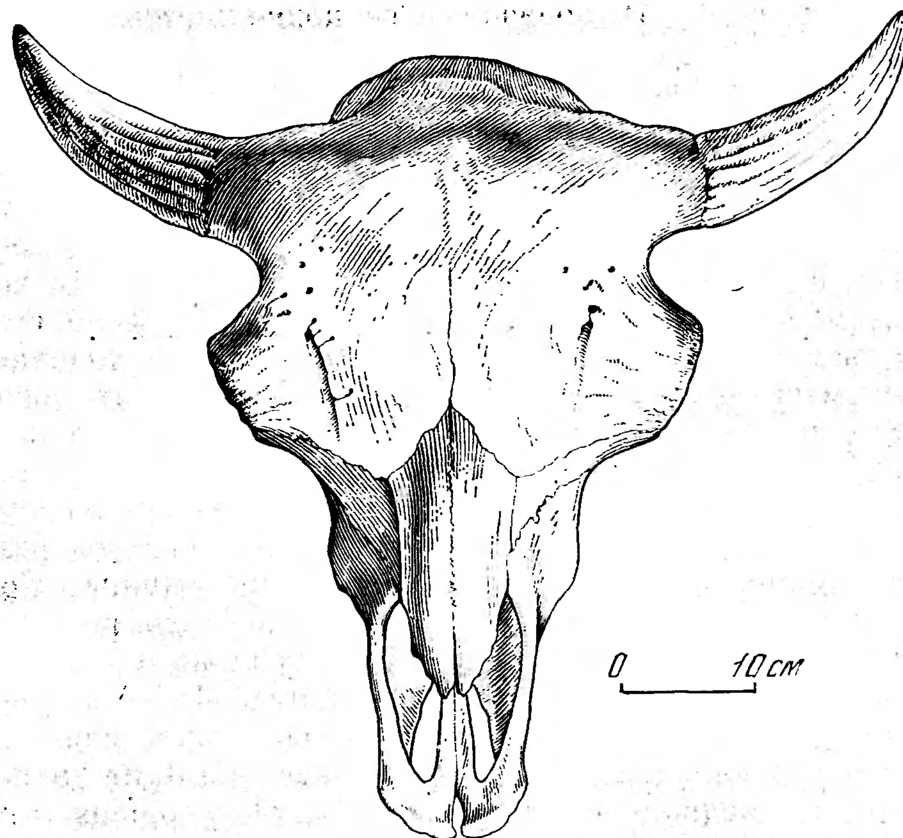


Рис. 25. Череп самца Bison bison bison, вид сверху

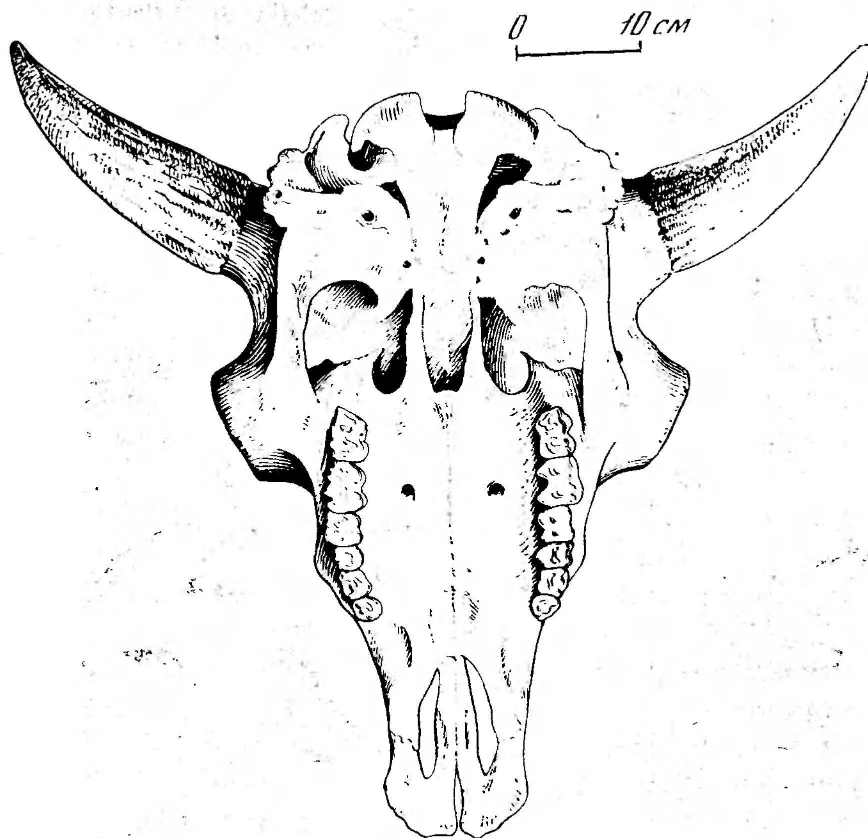


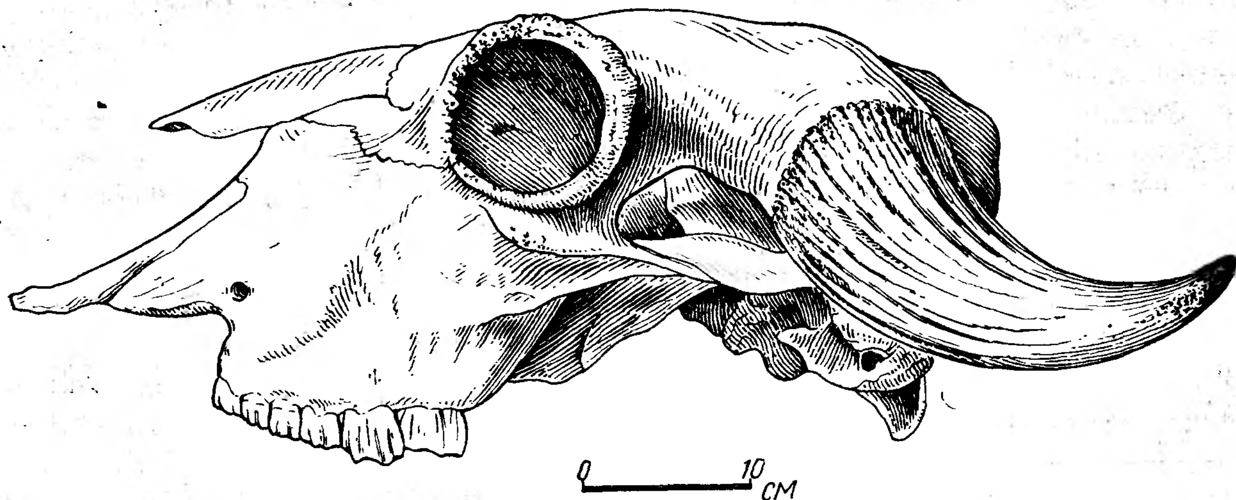
Рис. 26. Череп самца Bison bison bison, вид снизу

слабее, чем у B. bonasus, и ее подвижность меньше вследствие питания травами.

Лицевая часть черепа (в области ossa maxillaria) высокая, расстояние от нижнего края орбит до края альвеолы M^3 больше длины ряда коренных и ложнокоренных. Поэтому носовая пластина os maxillare высокая, а передняя часть скуловой кости сильно расширена. Хоана высокая, крыловидные отростки длинные. Это объясняется большим объемом носовой полости, увеличенным вентральным носовым ходом и значительными размерами nasoturbinalia. В целом большой по сравнению с B. bonasus объем носовой полости связан с вдыханием холодного воздуха и согреванием его — зимой на открытых пространствах прерий, где животные часто делают значительные переходы и двигаются быстрым аллюром.

Хоана высокая, поэтому края allae magnae также высокие, их абсолютная длина около 140 мм, они не отогнуты наружу и имеют снаружи ограниченный ругозистыми гребнями дорсовентральный желобок, образуя мощные основания для крепления мышцы. Край восходящей ветви нижней челюсти от processus angularis до processus condyloideus длинный. Область прикрепления латерального слоя musculus pterigoideus большая, сам слой широкий и мощный. Поэтому способность выдвижения вперед нижней челюсти велика, возможны значительные переднезадние перетирающие движения. Processus angularis нижней челюсти высокий, так что медиальный слой musculus pterygoideus также сильный. Площадь прикрепления musculus masseter очень обширна вследствие большой высоты носовой пластины os maxillare и большого расстояния от tuber malare до заднего конца jugale (больше 200 мм). Tuber malare сильно выражен, мощный. По наружному и внутреннему краям всей скуловой дуги с вентральной стороны проходят хорошо выраженные гребни, тянущиеся вдоль jugale и processus zygomaticus ossis temporalis, достигающие уш-

Рис. 27. Череп самца Bison bison bison, вид сбоку



ного края. Между этими гребнями образуется продольное вдавление. В связи с очень большой мощностью musculus masseter и пронизанностью его сухожилиями поверхность места его прикрепления на челюстной кости и на скуловой дуге покрыта бороздами и валиками.

Вследствие большой высоты лицевого отдела, несмотря на опущенность мозгового отдела и направленность вниз яремных отростков (processus paroccipitalis), нижние концы этих отростков находятся много выше уровня нёба. Теменная область и весь затылок так же, как у B. bonasus, в отличие от B. priscus, обычно опущены ниже лба, так что теменные кости направлены вверх и назад приблизительно под углом 130° к продольной оси черепа. Верхний край затылочного гребня в большинстве случаев находится заметно ниже основания роговых стержней. Meatus acusticus externus открывается низко, ниже уровня шва между os jugale и os maxillare. Затылок широкий, гребни в связи с тяжестью головы очень велики. Наибольшая ширина затылка в области наружных слуховых отверстий превышает расстояние от верхнего края foramen magnum до верхнего края затылочного гребня обычно больше чем в 2 раза. Расстояние от наружных краев мыщелков до наружного края затылочного гребня над meatus acusticus externus несколько меньше длины $M^2 + M^3$ или приблизительно равно их длине.

Затылочные мыщелки на наружных краях при основании вытянуты и образуют валик, загнутый вперед крючком. Их передние края на pars basilaris ossis occipitalis (впереди foramen magnum) расставлены широко, расстояние между ними около 14 мм. Такое же строение имеют мыщелки у B. priscus, оно объясняется более сильной фиксацией тяжелой головы, часто опускаемой вниз при питании травой.

Basioccipitale длинная, суженная посередине между передними концами мыщелков и tuberculum pharyngeum. В области tuberculum pharyngeum она расширяется, и ее ширина здесь обычно значительно больше длины $P^3 + P^4$. Глоточные бугры широкие, в виде обширных ругозистых вздутий, не образуют крючковидных отростков. Они выдвинуты вперед и лежат непосредственно у краев allae magnae, сразу у заднего края хоаны или заходят вперед в хоану. Обширные tuberculum pharyngeum объясняются сильным развитием musculus longus capitis, что связано с частым опусканием более тяжелой, чем у зубра, головы при пастьбе и питании травой.

Суставные площадки для блока нижней челюсти длинные, их площадь относительно велика, значительно обширнее, чем у зубра. Длина от засуставного отростка до переднего края равна длине $P^3 + P^4$. Засуставной отросток хорошо выражен, высокий, его высота равна длине P^3.

Отверстие височного канала помещается много ниже поверхности сочленовного бугра и всей суставной площадки. Такое строение позволяет делать не только боковые, но сильные переднезадние движения нижней челюсти при перетирании степных жестких трав. В общем, строение суставной площадки сходно со степными травоядными Bovidae. Суставной бугор слабо выступающий, желоба между ним и засуставным отростком

почти нет. При таком строении возможны и боковые, и переднезадние движения нижней челюсти. Строение одинаковое у самцов и самок.

Слуховые барабаны малы, не вздуты; внутренняя часть их между tympanohyale и basioccipitale не вздута и сразу переходит в пластину с двумя отростками, по которой проходит вертикальный валик. Таким образом, внутренняя часть tympanohyale практически отсутствует. На нижней поверхности один бугор посередине барабана, а задняя и передние его части много ниже. Передние концы барабанов лежат позади глоточных бугров. Такое строение у самцов; у самок bullae крупные, но несколько меньше, чем у зубриц.

Наружные слуховые каналы короткие, расстояния от bullae до края meatus acusticus externus приблизительно равно или больше длины самих bullae. При меньших, чем у B. bonasus, размерах billae относительная длина канала самцов сходна у зубра и степного бизона.

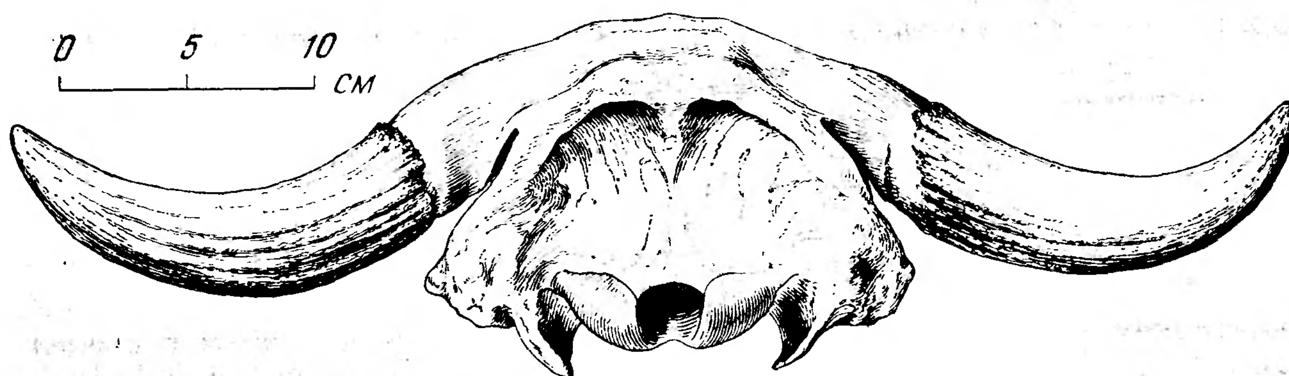


Рис. 28. Череп самца Bison bison bison, вид сзади

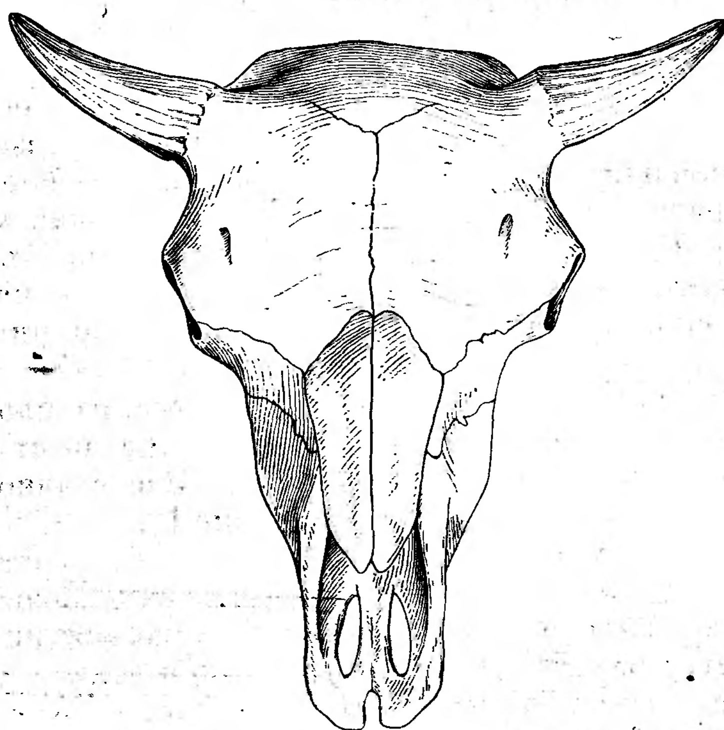


Рис. 29. Череп самки Bison bison bison, вид сверху

Processus paroccipitalis направлены так же, как у B. bonasus, сильно вниз и немного внутрь.

Хоана узкая, крылья не отогнуты наружу. Ширина спереди у нёба равна длине P^4. Наибольшая ширина входа равна длине $P^2 + P^3$. Одинакова у самцов и у самок.

Нижняя челюсть. Ветви нижней челюсти (pars dentalis) высокие, их высота на уровне M_3 много больше длины $M_1 + M_2$ и приблизительно равна длине $M_2 + M_3$; они относительно плоские, не вздутые. Испытываемое при жевании нижними ложнокоренными и коренными давление значительно вследствие питания жесткими кормами. При перетирании происходят, кроме боковых, и передне-задние движения. В связи с этим pars dentalis высока, так как должна выдерживать большое давление вниз при более слабом относительно медиальном. Поэтому продольное утолщение на уровне альвеол выражено много слабее, чем у зубра.

Суставной отросток (processus condyloideus) вытянут поперечно, его ширина приблизительно в 2 раза больше длины. Сзади он прямой и выемчатый. Передний отдел нижней челюсти в области симфиза высокий, вдоль шва снизу сильно выступающий гребень. Резцовая часть резко расширена спереди, образует заметно выдвинутые наружу углы в связи с относительно широкой системой резцеобразных зубов, направленных вперед и сильно в стороны. Ширина переднего конца нижней челюсти на уровне альвеол резцов много больше длины симфиза. Симфиз у самок длинный, обычно длиннее $M_2 + M_3$.

Зубы. M_3 имеет сходное с B. bonasus строение, но передне-внутренняя складка этого зуба резко отделена. С лингвальной стороны в передней части зуба проходит от жевательной поверхности до корня хорошо выраженный вертикальный желобок, отделяющий эту складку от передней колонки зуба. Строение коренных сходно с B. bonasus.

Резцы имеют относительно сильно отогнутые наружу и расширенные, коронки образуют у B. bison более широкую, чем у B. bonasus, систему для подрезания травы. Воротничок выражен отчетливо только на клыках. I_3 сходен с I_2. Бороздки, особенно средняя, на лингвальной стороне коронки, выражены не резко, сама лингвальная поверхность коронок не вогнутая, а плоская или даже выпуклая.

Волосяной покров резко разнится на разных частях тела по структуре и по длине волос. Передняя часть покрыта длинными, почти прямыми, некурчавыми волосами. На задней части за лопатками волосяной покров очень короткий, особенно в летнем меху. Остевые волосы на лбу, между рогами и на переносье, в бороде и подвесе, передней части живота, на предплечьях и в кисти хвоста жесткие, мелко спирально закрученные, по жесткости резко отличающиеся от окружающего меха. Волосы на лбу и между рогами очень длинные, у самцов до 500 мм, и образуют огромную шапку, занимающую все пространство между рогами и выступающую вверх и вбок дальше рогов и нависающую над переносьем. У коров все это выражено несколько слабее, но структура волос одинакова у самцов и самок. Борода велика, длинна и широка, резко отделяется от более ко-

ротких волос подвеса на нижней стороне шеи и груди. Ее ширина почти равна ширине головы в области щек. С возрастом оволосенность верха головы и борода у быков и коров увеличивается, достигая у старых огромных размеров, нависает на лоб, переносье и уши. У быков челка отодвигается назад за линию междурожья, но при огромной своей массе свисает и на лоб.

На задней стороне предплечий волосы длинные, образуют большие подушки «штаны» (длина волос около 400 мм) и у самцов, и у самок. На шее и всей передней части тела, за исключением описанных выше, остевые волосы много мягче и короче. Длина на боках шеи у самцов до 200 мм, у самок немного короче.

Задняя часть тела за лопатками покрыта более короткой шерстью, особенно в летнем меху. Сразу после линьки, до начала отрастания зимнего меха (до конца августа), задняя часть тела бизонов почти голая. Особенно сильно это бывает у бизонов южной части ареала, в южных штатах США и Мексике. У самцов пучок длинных волос окружает конец кожного мешка полового члена. Хвост покрыт короткими волосами и только на конце несет кисть, иногда из довольно длинных волос, почти достигающих пяточного сустава (зимой). Обычно не бывает отдельных прядей; если возникают пряди, то они состоят из прямых или мелко завитых волос, не образуя общей волосистости отдельных прядей.

Телята имеют более однотипный покров на всем теле, но борода, челка, оволосенность предплечий более длинная. По достижении годовалого возраста и до начала третьего года молодые животные покрыты густым длинным мехом на всем теле. Только к трем годам они приобретают волосяной покров взрослых. Описанное распределение волосяного покрова у Bison bison, большая оволосенность переда связаны с обитанием в открытых местностях. Зимой при сильных холодных ветрах в прериях животные всегда становятся головой против ветра.

Копыта. Строение копыт сходно с Bison priscus occidentalis, но в общем они несколько у́же и серпообразный изгиб слабее. Концы копыт наружных пальцев налегают на концы внутренних, образуются площадки стирания. Подошвенная сторона копыт слабо суживается от пятки к переднему концу. Копыта задних конечностей более прямые, концы их слабо налегают друг на друга и меньше по общим размерам, чем передние. В целом след передних копыт несколько удлинен.

Окраска многоцветная, яркая, сильно отличающаяся на разных частях тела. Голова, уши, борода, подвес на нижней стороне шеи и груди и «штаны» на предплечьях черные, часто с синим отливом. Окраска головы вся темная, однотонная, без светлых участков на носу и нижней губе. Уши иногда черно-коричневые. Верх шеи, горб и загривок рыжевато-охристые, яркие. На боках шеи и плечах этот цвет постепенно переходит в красновато- или коричневато-бурый. Также постепенно окраска темнеет и на туловище, переходя вниз и назад на спине и боках в темно-коричневый или коричнево-бурый тон. Иногда граница между светлой окраской переда и спиной и боками, позади лопаток, в летнем меху может быть доволь-

но резкой. Подвес вдоль низа шеи и на груди всегда черный. Конечности темные, коричнево-бурые. Кисть хвоста вся черная, того же цвета, что и голова, без светлых волос.

Наиболее темно и ярко бизоны бывают окрашены в новом зимнем меху поздней осенью и в начале зимы. К весне окраска становится более светлой и тусклой. Подшерсток всегда немного светлее и серее остевых волос, которые также имеют светлые основания.

Новорожденные телята ярко-охристо-рыжие, щеки, подгрудок и брюхо сероватые, светлее туловища. На конце хвоста черные или темно-кофейные волосы.

Годовалые бизоны приобретают очень темную, иногда угольно-черную окраску, которую теряют после двухлетнего возраста. В это время у них появляется характерное для взрослых посветление на горбу и вся краска постепенно светлеет, становясь коричнево-бурой на туловище и конечности. Черный цвет сохраняется только на голове, в бороде, на предплечьях и конце хвоста.

Экстерьерные признаки. Конечности низкие, голова очень велика, низко опущенная, с удлиненной лицевой частью, горб не обособлен, линия спины прямая, без прогиба позади лопаток (в области последних грудных и передних поясничных позвонков); крестец низкий, задние конечности короткие, резко саблистые, поэтому спина прямая, полого спускающаяся назад, к хвосту. Передние и задние конечности подобранные; в спокойном положении животное ставит обе пары близко, передние подобраны назад, задние — вперед. Это связано с жизнью в открытых местах и постоянным добыванием пищи с земли при большой тяжелой голове. Хвост короткий, конец кисти не достигает пяточного сустава. Туловище широкое, бочкообразное вследствие большой изогнутости ребер и очень широкой грудной клетки — эйризомный (широкотелый) тип. Хорошо выражена способность к усиленному жиронакоплению, особенно в осенний период на грубых травянистых кормах.

Bison (Bison) bison antiquus Leidy

Bison antiquus Leidy, 1852, Proc. Acad. Nat. Sci., Philadelphia, v. 6, p. 117.

Bison crassicornis Richardson, 1852—1854, The zoology of the voyage of H.M.S. «Herald», p. 139.

Bison latifrons Leidy, 1867, Proc. Acad. Nat. Sci., Philadelphia, p. 85.

Bison californicus Rhoads. 1897, Proc. Acad. Nat. Sci., Philadelphia, v. 49, p. 501.

Bison priscus Lydekker, 1898, Wild oxen, sheep and goats of all lands, p. 61.

Bison kansensis McClung, 1904, Trans. Kansas Acad. Sci., v. 19, p. 157.

Bison pacificus Hay, 1927, Carnegie Inst. Washington Publ., N 332 B, p. 118.

Bison figginsi Hay and Cook, 1928, Proc. Colorado Mus. Nat. Hist., v. 8, N 2, pt. 1, p. 33.

Bison texanus Hay and Cook, 1928, Proc. Colorado Mus. Nat., Hist., v. 8, N 2, pt. 1, p. 33.

Stelabison occidentalis francisi Figgins, 1933, Proc. Colorado Mus. Nat. Hist., v. 12, N 4, p. 17—19.

Bison oliverhayi Figgins, 1933, Proc. Colorado Mus. Nat. Hist., v. 12, N 4, p. 21.

Bison antiquus taylori (Hay and Cook) Barbour and Schultz (partim) 1936, Bull. Nebraska State Mus., v. 1, N 45, p. 434—435.

Bison (Bison) occidentalis Skinner and Kaisen, 1947, Bull. Amer. Mus. Nat. Hist., v. 89, p. 149, 169—173 (partim).

Голотип. Самец ad. Фрагмент лобной части с правым роговым стержнем без вершины. Big Bone Lick, Kentucky, Acad. Nat. Sci., Philadelphia, N 12990.

Распространение. США: Кентукки, Индиана, Колорадо, Нью-Мексико, Техас, Калифорния, Орегон; Мексика (включая Нижнюю Калифорнию).

Геологический возраст. Самый поздний плейстоцен и ранний голоцен.

Описание. Крупные бизоны, превышающие современных B. bison bison по размерам черепа (базилярная длина черепа 520—560 мм) и длине роговых стержней (расстояние между концами 816—975 мм). Стержни очень массивные, направлены резко в стороны и не заходят назад за задний край черепа. Изгиб стержней пологий, почти в одной плоскости. Весь скелет крупнее и массивнее, чем у современных B. bison bison.

О современных Bison bison

В отношении бизонов, населявших в конце прошлого столетия Южную Канаду и США, нужно полагать, что на огромной территории их ареал, очень резко разнящейся по своим ландшафтным условиям, едва ли могла обитать единая популяция, не давшая локальных рас. Имеющиеся данные позволяют признать наиболее вероятным, что до истребления существовали следующие географические расы Bison bison [24].

1. Bison bison bison Linnaeus.
   Типичное местонахождение — «Quivira Region», центральный Канзас. Светлоокрашенная равнинная раса. Популяция южной равнинной части ареала.
2. Bison bison septentrionalis Figgins.
   Типичное местонахождение — Северная Монтана.
   Темноокрашенная равнинная раса. Популяция северной равнинной части ареала.
3. Bison bison «pensylvanicus» Shoemaker.
   Крупная темноокрашенная раса лесов. Восточная часть ареала в пределах лесов США.
4. Bison bison oregonus Bayley.
   Типичное местонахождение — Орегон (Malheur Lake). Мелкая, темноокрашенная горная раса. Западная горная часть ареала Bison bison.

Отсутствие в нашем распоряжении достаточного коллекционного материала не позволяет подробно охарактеризовать эти расы. Однако мы уверены, что детальное изучение по огромным материалам, хранящимся в коллекциях музеев США, остеологических и внешних признаков, подтвердит их реальное существование.

[24] Приведенное выше общее описание Bison bison составлено по экземплярам из северной части ареала.

Систематическое описание Bison bonasus

Зубры. Европейско-кавказская ветвь Bison

Bison (*Bison*) *bonasus Linnaeus*

Bos bonasus Linnaeus, 1758, Systema naturae, ed. 10, v. 1, p. 71.

Bos taurus ferus Gmelin, 1788, Systema naturae, ed. 13, v. 1, p. 202.

Bos urus Boddaert, 1788, Elenchus Animal, p. 150.

Bos taurus bonasus Kerr, 1792, The animal kindom, or zoological system of the celebrated sir Charles Linnaeus, p. 333.

Bos bison Hamilton Smith, 1827, in Cuvier, Georges, The animal kindom, with additional descriptions of all the species hitherto named, and of many not before noticed by Edward Griffith and others, v. 4, p. 398.

Urus nostras Bojanus, 1827, Nova Acta Acad. Caes. Leopoldino-Carolinae, v. 13, p. 413.

Bison europaeus von Meyer, 1832, Nova Acta Acad. Caes. Leopoldino-Carolinae, v. 17 (1835), p. 131.

Bos (Bison) bonasus Wagner, 1838, in Schreber, Die Säugethiere in Abbildungen nach der Natur, mit Beschribungen, pt. 5, B. 2, a. 1481.

Bison bonasus Gray, 1850, Knowsley menagerie, p. 48.

Bison bonasus maior Hilzheimer, 1918, Arch. Naturgesch. B. 84, Div. A, N 6, p. 73—75, text figs 22, 23.

Bison (? Parabison) schoetensacki maior Skinner and Kaisen, 1947, Bull. Amer. Mus. Nat. Hist., v. 89, p. 213, 226—227.

Bison arbustotundrarum Dagerbøl, 1945, Danmarks Geologis ke Undersøgelse, II, Raekke, N 73, p. 1—62.

Тип. Неизвестен. Описан Линнеем, вероятно, по экземплярам из Беловежской пущи.

Распространение. Европа, кроме Северной, Кавказ, Закавказье, Северный Иран.

Геологический возраст. Голоцен.

Описание. Череп. От мелких до крупных размеров (относительно для Bison). Наибольшая длина 490—580 мм (средняя 525); ширина за орбитами 220—285 мм (средняя 255); ширина по задним стенкам орбит 290—350 мм (средняя 320). Череп относительно короткий и узкий в лобной части. Лицевой отдел укорочен. Передние концы intermaxillaria не имеют выступающих лопастей на передне-наружном крае, или они очень малы. Рыло кпереди суживается и округлено. Это связано с формой резцов нижней челюсти и способом срезания кормов. Зубр питается древесными кормами или мягкой сочной лесной травой; система резцов слабо расширена, долотообразна, поэтому и антагонисты резцов — межчелюстные кости (небная жесткая подушка) — не расширены. Строение у самцов и самок одинаковое. Нёбные отростки intermaxillaria широкие (до переднего края

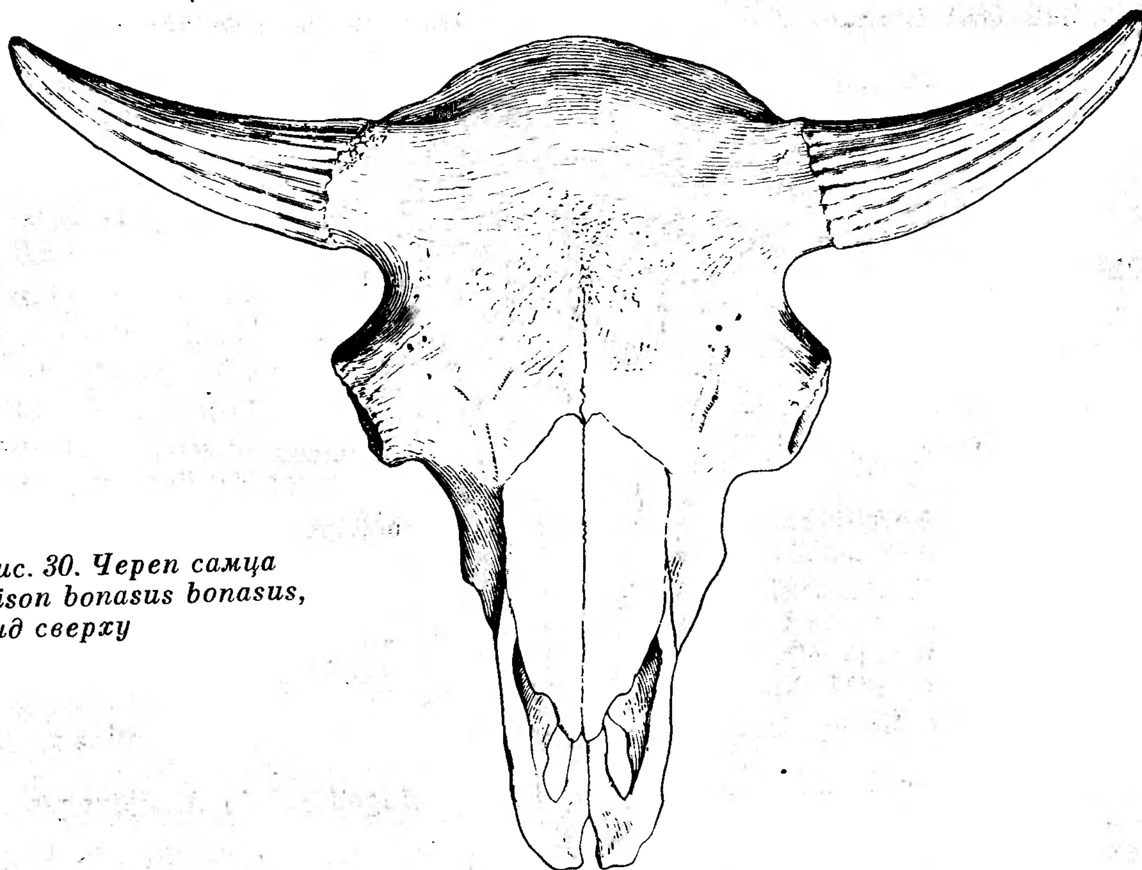


Рис. 30. Череп самца Bison bonasus bonasus, вид сверху

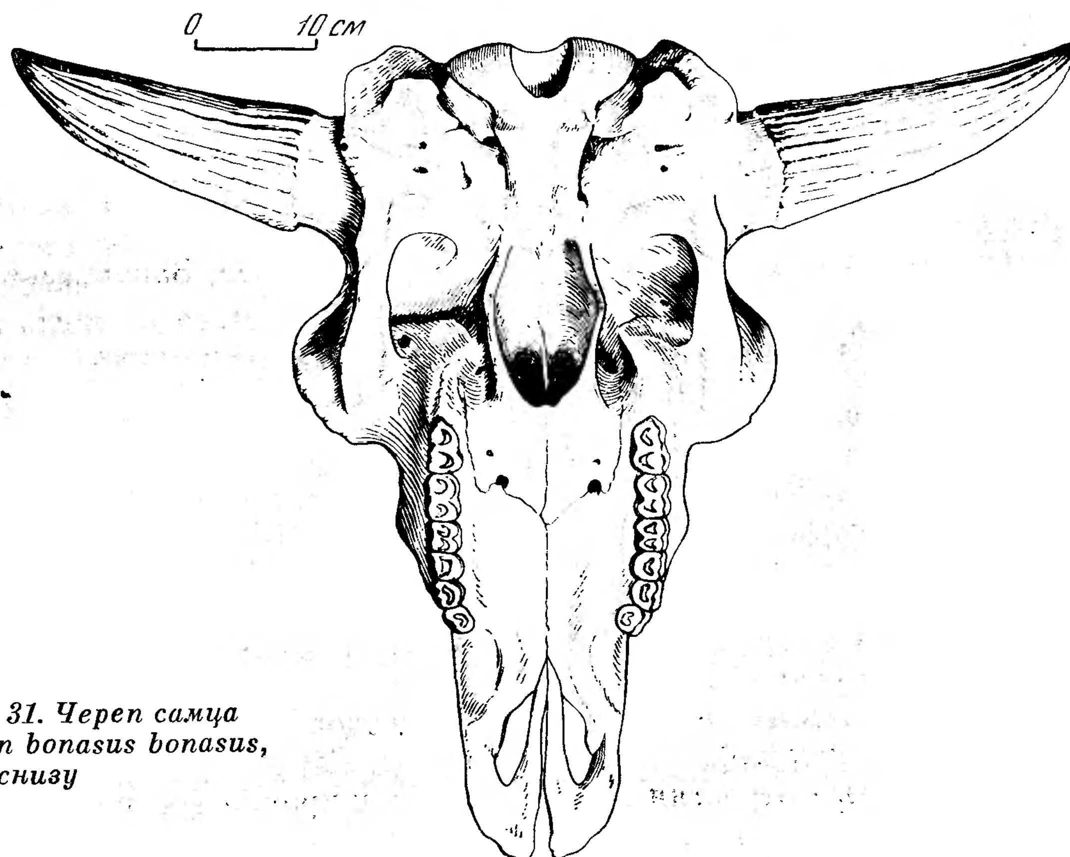


Рис. 31. Череп самца Bison bonasus bonasus, вид снизу

vomer), тонкие и плоские (Bison bonasus bonasus) или продольно вогнутые и образуют широкий желобок (Bison bonasus caucasicus). Носовые кости широкие и короткие, овальные. Наибольшая ширина их на середине длины.

На лбу многочисленные впадины и бугры. Постоянно одна впадина между глазницами, непосредственно позади носовых костей перед теменной; две впадины (боковые ямки) приблизительно на уровне передних краев роговых стержней, по бокам (справа и слева) от средней лобной возвышенности, иногда очень слабо выражены. Над орбитами спереди, в области передней трети sulcus supraorbitalis, по бокам задних концов nasalia, вдавлений нет. Впадины на черепах зубров обусловливаются слабым развитием лобных полостей, а отсутствие их у бизона — сильным развитием этих полостей. Голова у бизона больше, чем у зубра, лобные кости толще, поэтому появляется необходимость облегчения головы, что достигается путем сильного развития лобных полостей.

Роговые стержни направлены почти прямо в стороны и лишь слабо назад. Их концы лежат впереди заднего края черепа. Стержни абсолютно и относительно длинные, расстояние между их концами 525—690 мм (среднее 610). Стержни не отогнуты вниз ниже лобной поверхности, а их концы направлены вверх.

Направление роговых стержней зависит от общей биомеханики черепа, в частности от силовых линий лобно-носовой области (ширина и выпуклость лба), поднятости предроговых частей лобной поверхности и т. д. Поэтому у B. bonasus они не запрокинуты вниз и назад, что имеет место у B. bison. Отогнутость рогов вниз и назад полностью коррелятивно связана с шириной и выпуклостью лба. У видов с наиболее широким и выпуклым лбом рога загнуты назад и вниз (бизоны, буйволы) и, наоборот, у видов с узким, плоским и даже вогнутым лбом рога направлены вверх и вперед (тур, як). У зубров лоб у́же и менее выпуклый, чем у бизона и лобные кости менее массивны, поэтому и рога у зубров не «заложены» так сильно назад, как у бизонов; это хорошо выражено даже на разных черепах одного и того же вида: у экземпляров с более выпуклым и широким лбом рога отогнуты больше, чем у узколобых. У кавказских зубров лоб слабовыпуклый, а рога более сильно загнуты, чем у беловежских. У длиннорогих форм изменчивость в направлении роговых стержней и в связи с этим ширина лба колеблются в бо́льших пределах, чем у короткорогих. Это резко видно на длиннорогих формах B. priscus.

Стержни самцов широкие при основании, диаметр стержня в короне 65—90 мм, средняя 80 мм. Основания роговых стержней не опущены, так что расстояние между ними и наружным слуховым отверстием большое, много больше вертикального диаметра foramen magnum. Рога круто спирально изогнуты: в стороны, потом вперед, далее вверх, назад и внутрь. Роговые стержни самок в сечении округлые, у самцов несколько уплощенные. Передне-задний диаметр больше вертикального [25].

---

[25] Признак, свойственный всем представителям рода Bison.

В противоположность некоторым другим видам Bison рога молодых зубров при росте сразу приобретают изгиб, свойственный рогам взрослых животных, не проходя стадию прямых, направленных в стороны и вверх рогов («Spike-bull»).

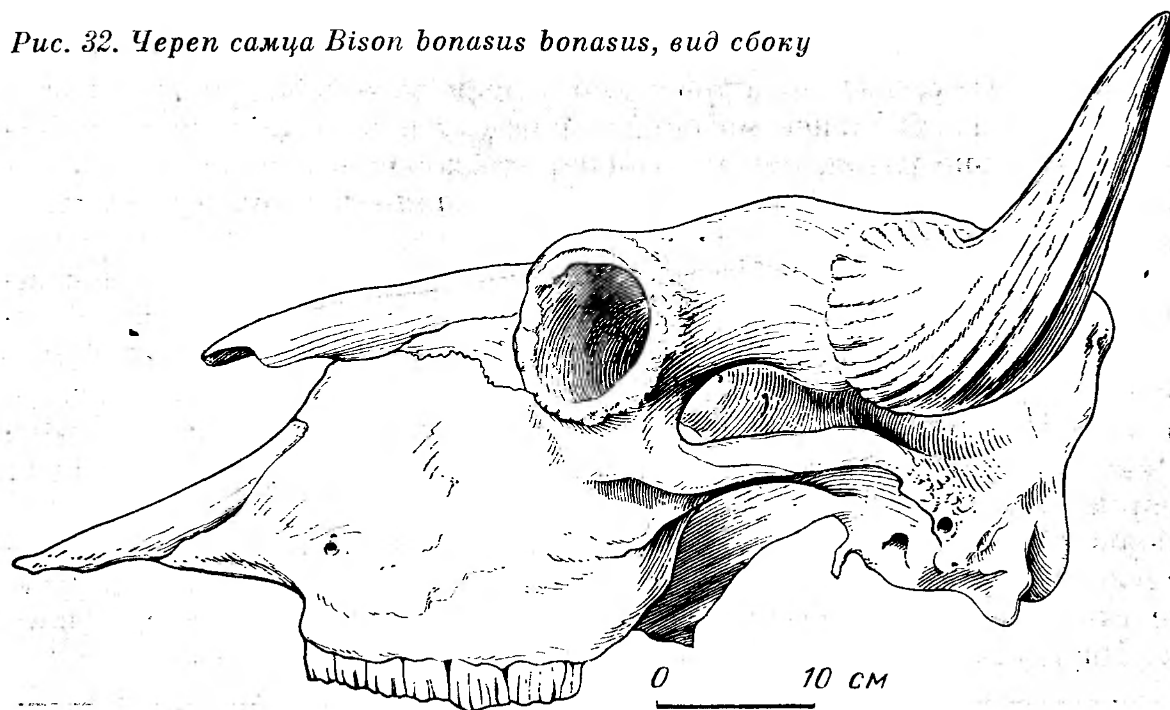
По сравнению с другими видами Bison рога тонки, обхват у взрослого быка не превышает обычно 290 мм. Стенки роговых чехлов тонкие, их толщина не больше 1—1,5 см.

Sulcus supraorbitalis широкий, в виде ясно очерченной глубокой и широкой борозды с многочисленными отверстиями и ответвлениями на орбитальную трубку и на лобную поверхность. Sulcus не окостеневает и остается открытым всю жизнь. Иногда может быть слабое окостенение в задней части позади foramen supraorbitalis у очень старых особей. Боковые ветви sulcus никогда не окостеневают. У самок sulcus широкий, продолжается вперед до шва с os lacrymale. Foramen supraorbitale сверху почти всегда открыто.

Орбиты направлены слабо в стороны и вперед. Слезные кости узкие, спереди всегда с выемкой и в большинстве случаев образуют обособленный узкий зубец, вклинивающийся между носовыми и верхнечелюстными костями. Имеется широкая предглазничная впадина в области передних частей слезных костей. Это связано с более сильным развитием мускулов, двигающих верхнюю губу (musculus levator nasolabialis), и ее большой подвижностью при питании лесными кормами. У самок впадина меньше, чем у самцов.

Лицевая часть черепа (в области ossa maxillaria) низкая, расстояние от нижнего края орбиты до края альвеолы M^3 значительно меньше длины

Рис. 32. Череп самца Bison bonasus bonasus, вид сбоку



коренных и ложнокоренных. В связи с этим носовая пластинка os maxillare низкая, а передняя часть скуловой кости узкая. Лицевой отдел черепа относительно широкий, его ширина над передним краем M^3 больше длины ряда ложнокоренных и коренных.

Хоана низкая, крыловидные отростки короткие, их абсолютная длина у самцов около 100—120 мм, у самок еще короче. Носовая полость умеренного объема, как и вентральный носовой ход и nasoturbinalia. Умеренный по сравнению с B. bison объем носовой полости, видимо, объясняется меньшей надобностью согревания вдыхаемого воздуха зимой. В лесах животные не делают больших переходов по открытой местности при холодном ветре и редко передвигаются быстрым аллюром. В связи с низкой хоаной края allae magnae также низкие. Они отогнуты наружу, не имеют ограниченной гребнями дорзо-вентральной впадины. Край восходящей ветви нижней челюсти от processus angularis до processus condyloideus короткий. Область прикрепления медиального слоя musculus pterygoideus мала, сам слой узкий и относительно слабый. Поэтому способность выдвижения вперед нижней челюсти сравнительно невелика и переднезадние движения ограниченны. Processus angularis нижней челюсти низкий, поэтому латеральный слой musculus pterygoideus также слабый. Площадь прикрепления musculus masseter умеренной величины вследствие малой высоты os maxillare и в связи с небольшим расстоянием от tuber malare до заднего конца jugale (меньше 200 мм). Tuber malare слабый и не образует выступающего отростка. На наружном крае скуловой дуги с вентральной стороны только на jugale имеется слабо выраженный гребешок, который не продолжается на processus zygomaticus ossis temporalis. Внутренний край скуловой дуги без гребня, вследствие чего вентральная сторона ее плоская, без продольного вдавления. В связи с относительно небольшими размерами musculus masseter, его сравнительной слабостью и малой пронизанностью сухожилиями поверхность места его прикрепления на os maxillare и на вентральной стороне скуловой дуги более или менее гладкая, почти без борозд и валиков [26].

При низком лицевом отделе черепа, опущенности мозгового отдела и направленности вниз processus paroccipitalis их нижние концы находятся приблизительно на уровне нёба. Теменная область и весь затылок опущены ниже лба, так что теменные кости направлены вверх и назад приблизительно под углом 130° к продольной оси черепа (признак, отличающий от древних азиатских и европейских B. priscus). Верхний край затылочного гребня всегда заметно ниже основания роговых стержней. Meatus acusticus externus открывается низко, значительно ниже уровня шва между os jugale и os maxillare. Затылок узкий (гребни вследствие относительной легкости головы малы), его наибольшая ширина (в области наружных слуховых отверстий) превышает расстояние от верхнего

[26] У B. bonasus caucasicus все эти признаки выражены еще слабее, чем у B. bonasus bonasus, вследствие еще более мягких кормов и очень малой высоты os maxillare.

края foramen magnum до верхнего края затылочного гребня приблизительно вдвое. Расстояние от наружных краев мыщелков до латерального края затылочного гребня над meatus acusticus externus много меньше длины M^2+M^3.

Затылочные мыщелки на наружных краях при основании округлены или имеют рудиментарный крючкообразный загиб вперед. Их передние края на pars basilaris ossis occipitalis (впереди foramen magnum) раздвинуты. Расстояние между ними около 12 мм.

Basioccipitale укороченная, постепенно суживающаяся кпереди. Ее ширина в области глоточных бугров обычно много меньше длины $P^3 + P^4$. Глоточные бугры короткие, узкие, но высокие, сильно выступающие вниз в виде крючковидных отростков. Они отодвинуты назад и в связи с укороченностью basioccipitale лежат далеко позади задних краев allae magnae и заднего края хоаны. Ограниченные tuberculi pharyngei указывают на относительно слабое развитие musculus longus capitis, что объясняется сравнительно редким опусканием легкой головы, так как зубр питается больше древесными кормами (сравнительно с B. bison).

Суставные площадки для блока нижней челюсти короткие, их площадь относительно мала. Длина от засуставного отростка до переднего края меньше длины P^3+P^4. Засуставный отросток низкий, его высота меньше длины P^3. Отверстие височного канала помещается на уровне сочленовного бугра суставной площадки. Слабое развитие суставного отростка объясняется ограниченностью движений нижней челюсти при перетирании мягких кормов (почти исключительно боковые, переднезадние ограничены). Суставной бугор выпуклый, между ним и засуставным отростком серпообразно изогнутый поперечный желоб. Вместе с серпообразной изогнутостью сочленовного блока нижней челюсти это указывает на наличие вращательных поперечных движений, что характерно при боковых растирающих движениях нижней челюсти. Строение одинаковое у самцов и у самок.

Слуховые барабаны сильно вздутые, большие; tympanohyale находится посередине; наружная и внутренняя части барабана примерно равны. Внутренняя часть их между tympanohyale и basioccipitale велика, вздута, передний конец барабана вздутый, широкий с несколькими мелкими заостренными отростками. Барабаны равной высоты на всей их длине, на нижнёй выдающейся из тела черепа поверхности 3—4 вздутых бугра. Передние концы барабанов лежат впереди или на уровне середины глоточных бугров. Наружные слуховые каналы короткие, расстояние от bullae до края meatus acusticus externus меньше или (реже) равно длине самих bullae. Processus paroccipitalis направлены сильно вниз и немного внутрь, их концы выступают вниз, много ниже поверхности basioccipitale. Они сближены, расстояние между их концами меньше высоты затылка от верхнего края foramen magnum до верха затылочного гребня.

Хоана широкая, крылья развернуты наружу. Ширина хоаны спереди у нёба равна длине M^2. Наибольшая ширина входа много больше длины $P^2 + P^3$. Строение у самцов и самок одинаковое.

Нижняя челюсть. Ветви нижней челюсти (pars dentalis) низкие, их высота на уровне M_3 равна длине $M_1 + M_2$; они относительно толстые, вздутые. Испытываемое при жевании нижними коренными давление сравнительно слабое вследствие питания мягкими кормами. При перетирании производятся в основном боковые движения нижней челюсти. Поэтому pars dentalis низка, но внутренняя часть ее тела утолщена продольно на уровне альвеол, а ниже челюсть утончается. Такое строение связано со значительным давлением, направленным медиально.

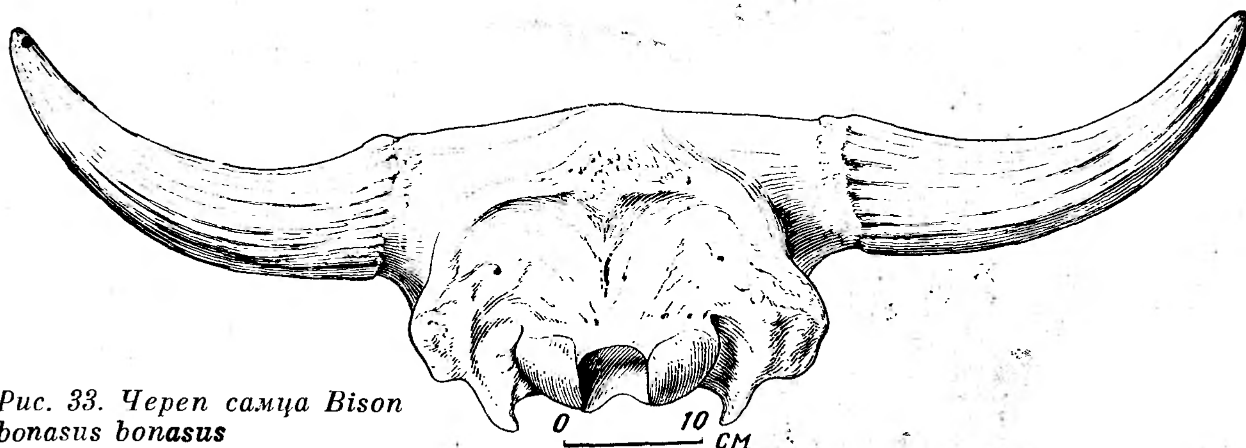


*Рис. 33. Череп самца Bison bonasus **bonasus** вид сзади*

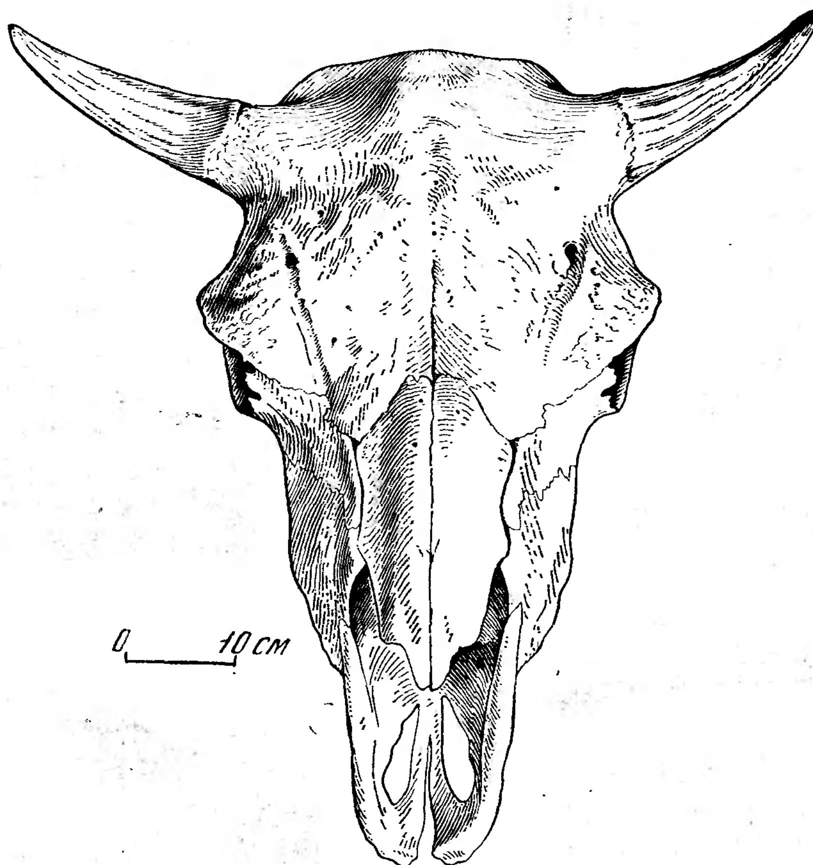


Рис. 34. Череп самки Bison bonasus bonasus, ***вид сверху***

Суставной отросток (processus condyloideus) длинный и широкий, его ширина превышает длину менее чем вдвое. Сзади он округлен. Передний отдел нижней челюсти в области симфиза низкий, снизу округленный. Резцовая часть постепенно расширяющаяся, без резко выступающих наружу углов, с относительно узкой системой резцеобразных зубов, направленных вперед и слабо в стороны. Ширина переднего края нижней челюсти по альвеолам резцов меньше длины симфиза. Симфиз короткий у самцов и самок, его длина меньше длины $M_2 + M_3$.

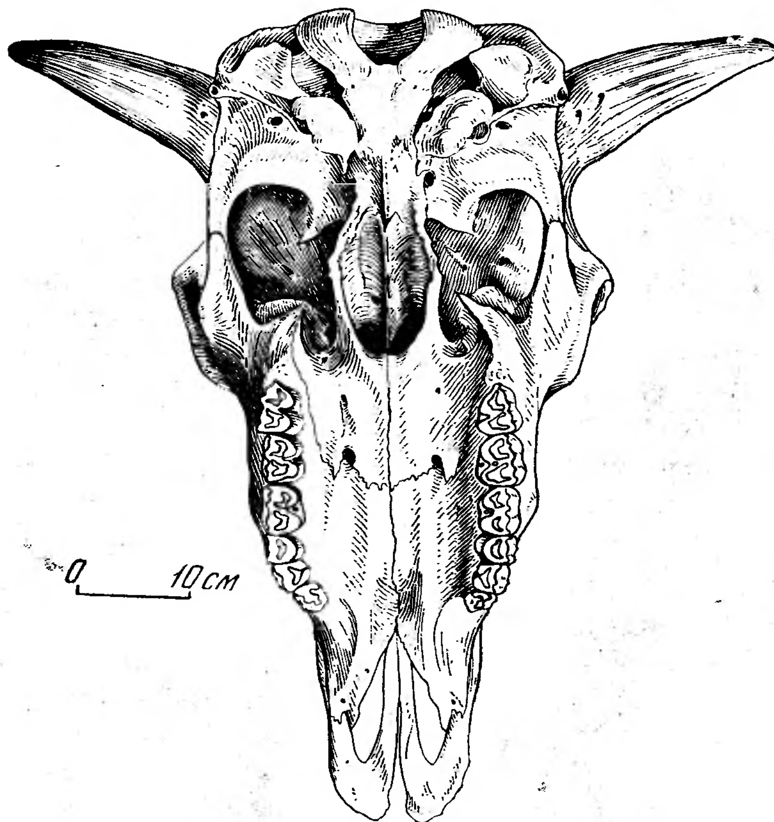
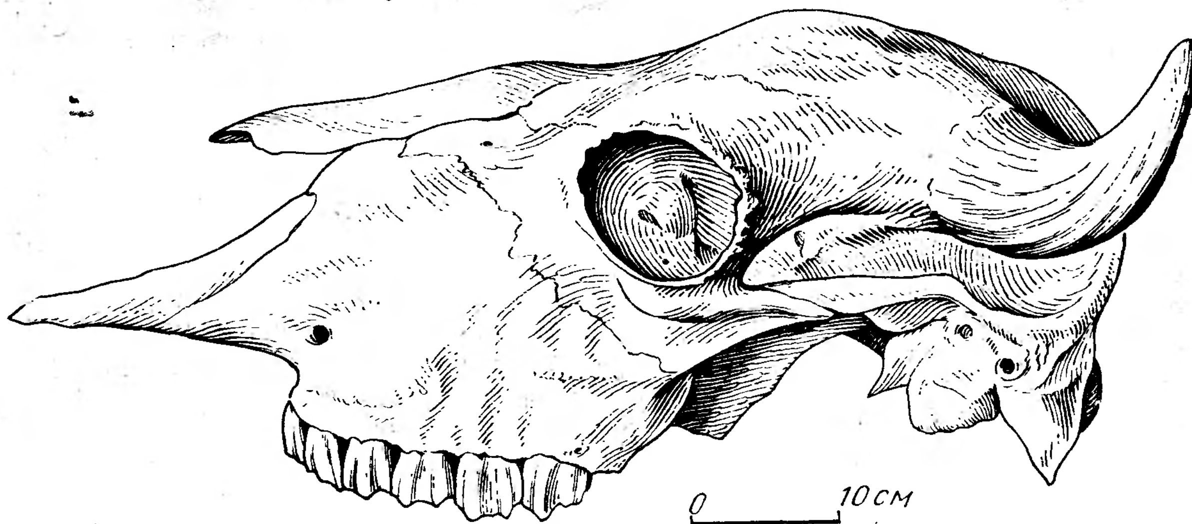


Рис. 35. Череп самки Bison bonasus bonasus, вид снизу

Рис. 36. Череп самки Bison bonasus bonasus, вид сбоку



Зубы. M^3 имеет небольшой, слабо выделенный талонид, часто отогнутый наружу до уровня наружных краев основных колонок зуба. Иногда талонид редуцирован. Передне-внутренняя складка M_3 слабо отделена от передней колонки зуба. С лингвальной стороны в передней части зуба отсутствует вертикальный желобок, отделяющий эту складку от передней колонки зуба. Впадины между колонками нижних коренных зубов с латеральной и лингвальной сторон мелкие, поэтому колонки относительно слабо разделены. Ширина зубов по колонкам превышает ширину по впадинам между колонками значительно меньше, чем в 2 раза. Резцы относительно слабо отогнуты наружу и образуют долотообразную, более узкую, чем у Bison bison, систему для подрезания коры и ветвей, способную выдержать при этом значительный нажим.

Резцы все долотообразны с очень слабым расширением и изгибом наружу коронок. I_2, I_3 и C с сильно развитым воротничком на лингвальной стороне зубов. Средняя бороздка выражена сильно, сильнее боковых. Коронки уплощенные, с вогнутой лингвальной поверхностью.

Некоторые основные различия в черепе и посткраниальном скелете новорожденных B. bison и B. bonasus. Основные признаки различия в черепе между B. bonasus и B. bison хорошо выражены даже на самых ранних постэмбриональных стадиях. В возрасте 1—3 дней череп B. bison крупнее, лицевой отдел длиннее и выше, носовая полость большего объема, чем у B. bonasus. Хоана у B. bison узкая, крылья направлены вниз. У B. bonasus хоана широкая, крылья резко развернуты в стороны. Condylus occipitalis у B. bison имеет зачаточный крючковидный загиб на латеральном крае, отсутствующий у B. bonasus. Bullae B. bonasus несколько более вздутые, округлые. Ossa lacrymalia B. bonasus спереди сужены, с резко выраженными длинными зубовидными отростками, у B. bison широкие, без вырезки и без зубовидного отростка. Nasalia B. bonasus короче и шире, чем у B. bison. Лоб B. bonasus более выпуклый.

Bison bison имеет ветви нижней челюсти высокие, плоские; симфизарный отдел высокий. Все коронки молочных резцов и клыков расширены, наружные углы их отогнуты, I_1 резко отогнут наружу.

У B. bonasus ветви низкие вздутые; симфизарный отдел низкий. I_1 со слабым отгибом наружу. Коронки I_2, I_3 и C слабо расширены, почти прямые.

Не менее четки различия и в посткраниальном скелете, все они также соответствуют тем различиям, которые имеют место в скелете взрослых животных.

Внешние признаки. Копыта. Передние почти прямые, лишь в концевой трети слабо загибаются внутрь, концы их не сходятся и не налегают друг на друга. Они клинообразно суживаются вперед, так что пятка много шире передней части копыта. Длина передних копыт взрослого быка колеблется от 90 до 105 мм, ширина копыта одного пальца около 40 мм, длина боковых копыт от 40 до 55 мм. У старых быков Bison bonasus bonasus иногда достигают огромных размеров — длина подошвенной стороны до 200 мм, ширина подошвы в самом широком месте у пятки до

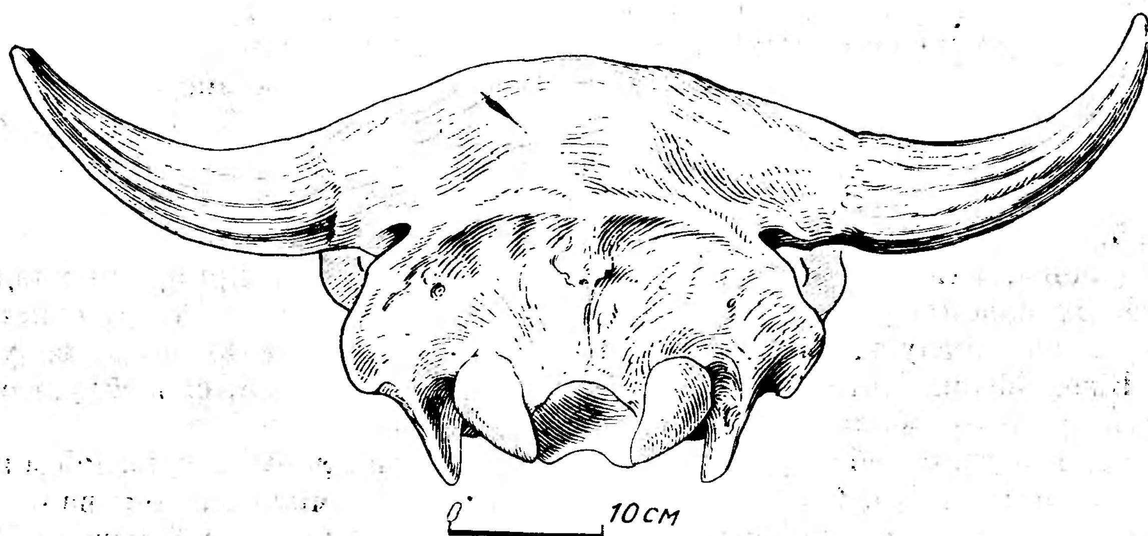
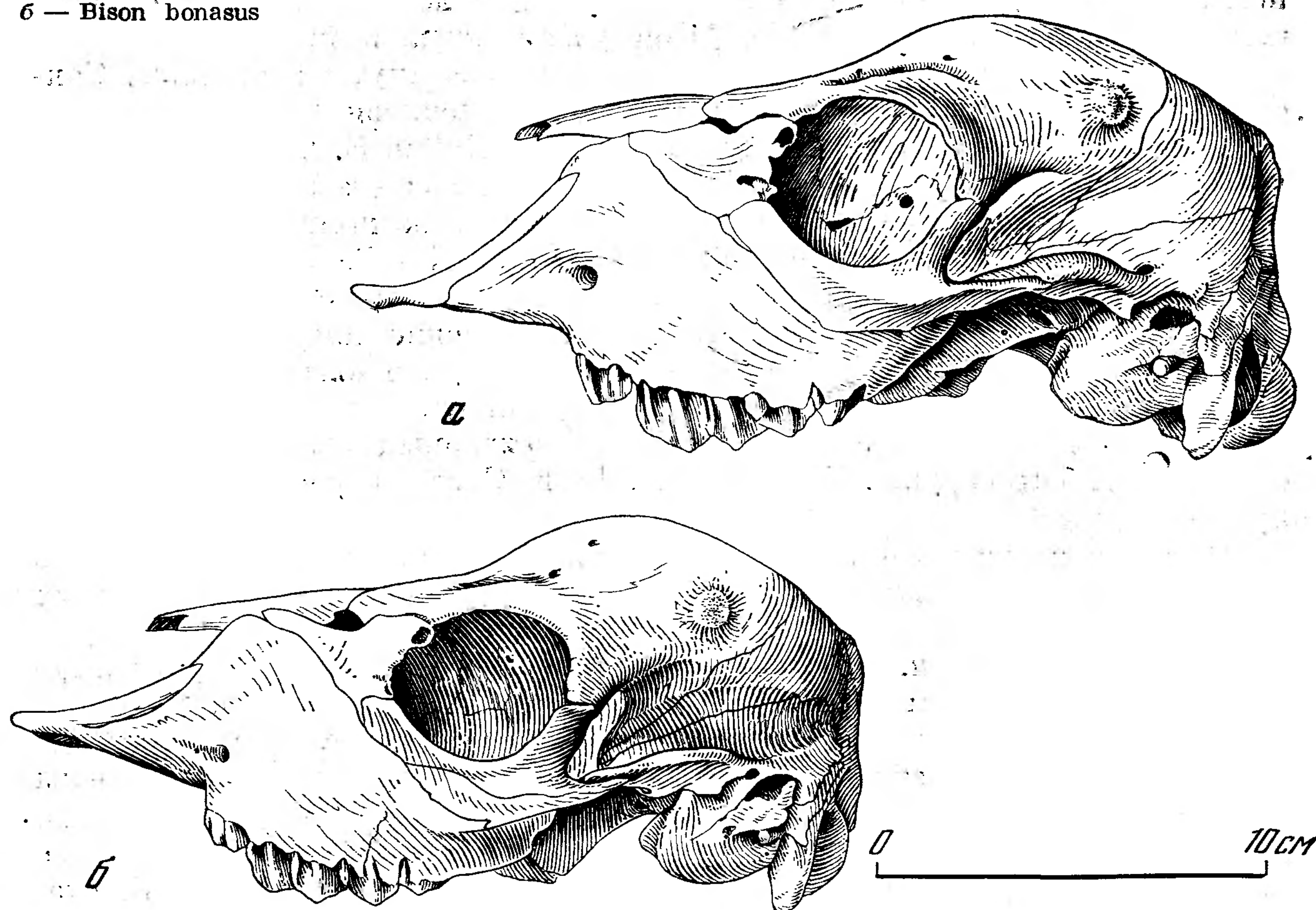


Рис. 37. Череп самки Bison bonasus bonasus, вид сзади

Рис. 38. Черепа новорожденных телят, вид сбоку

а — Bison bison;
б — Bison bonasus



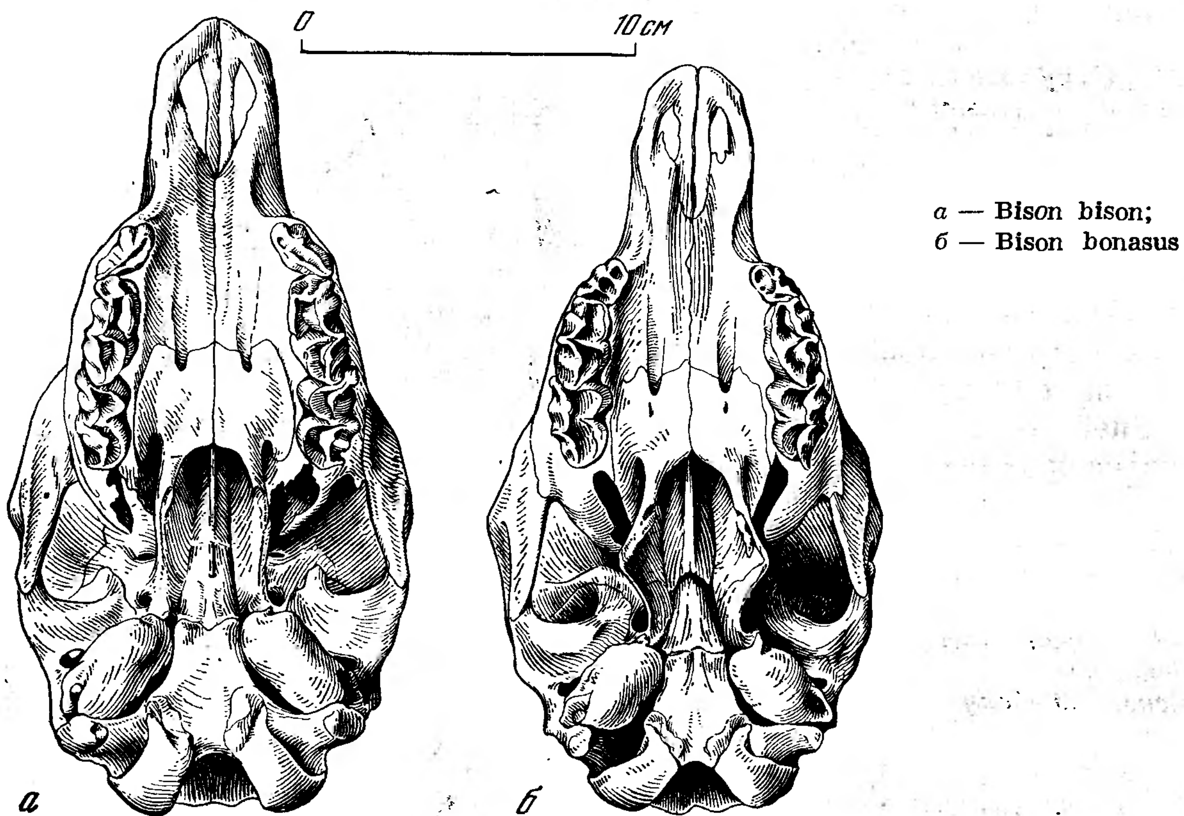
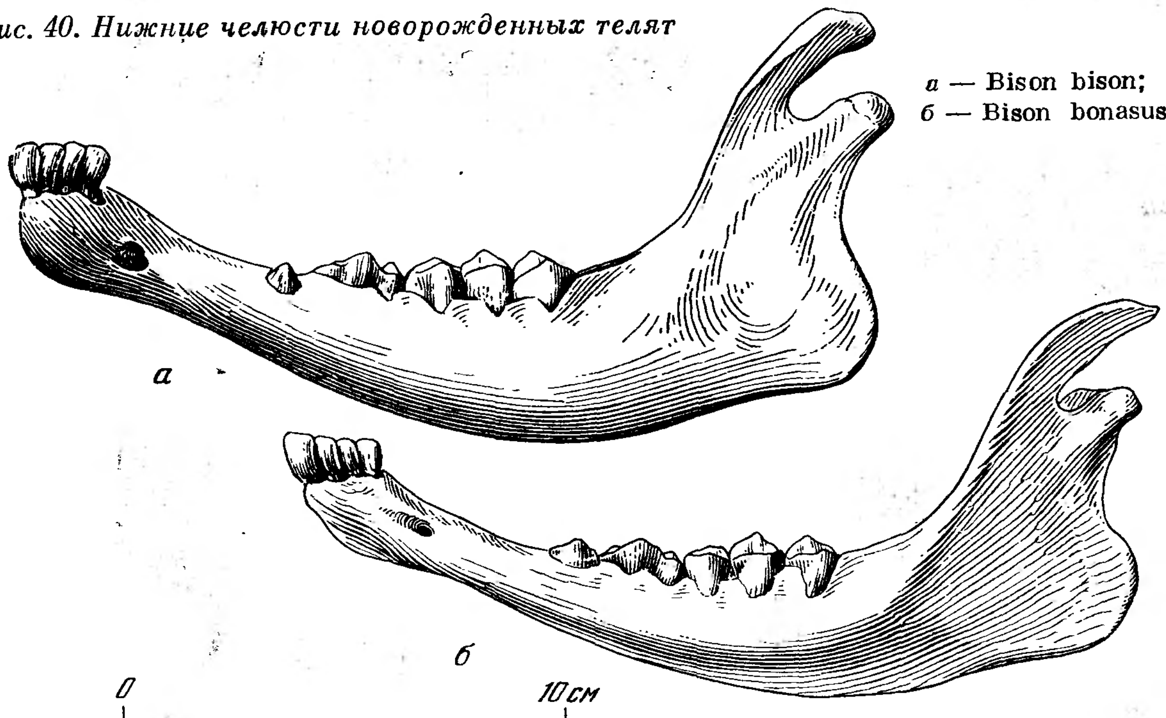


Рис. 39. Черепа новорожденных телят, вид снизу

Рис. 40. Нижние челюсти новорожденных телят



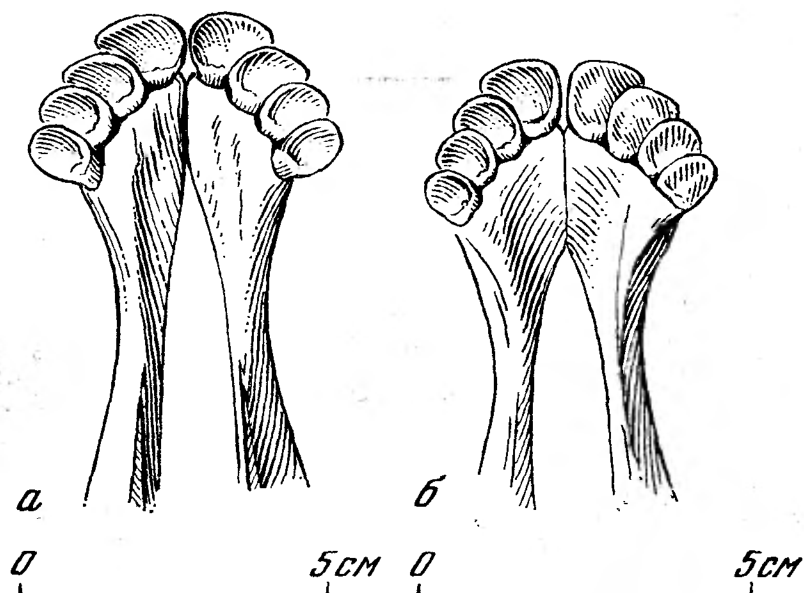


Рис. 41. Симфизарный отдел нижней челюсти новорожденных телят

а — Bison bison;
б — Bison bonasus

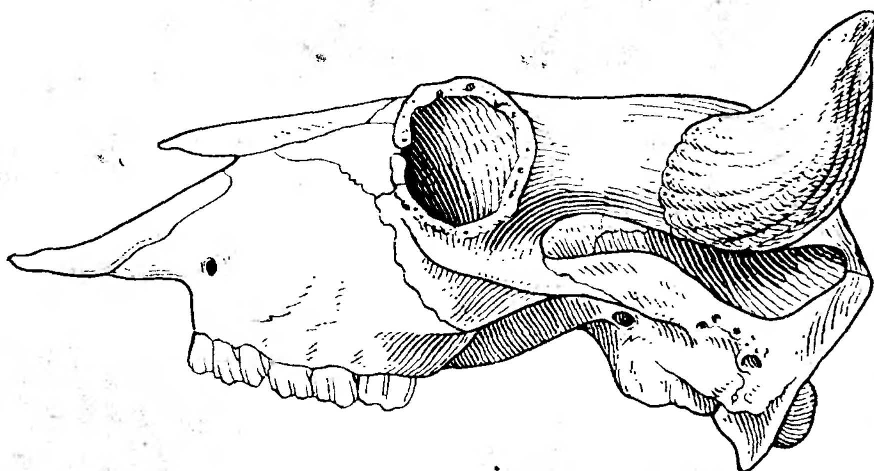


Рис. 42. Череп самца Bison bonasus caucasicus, вид сбоку

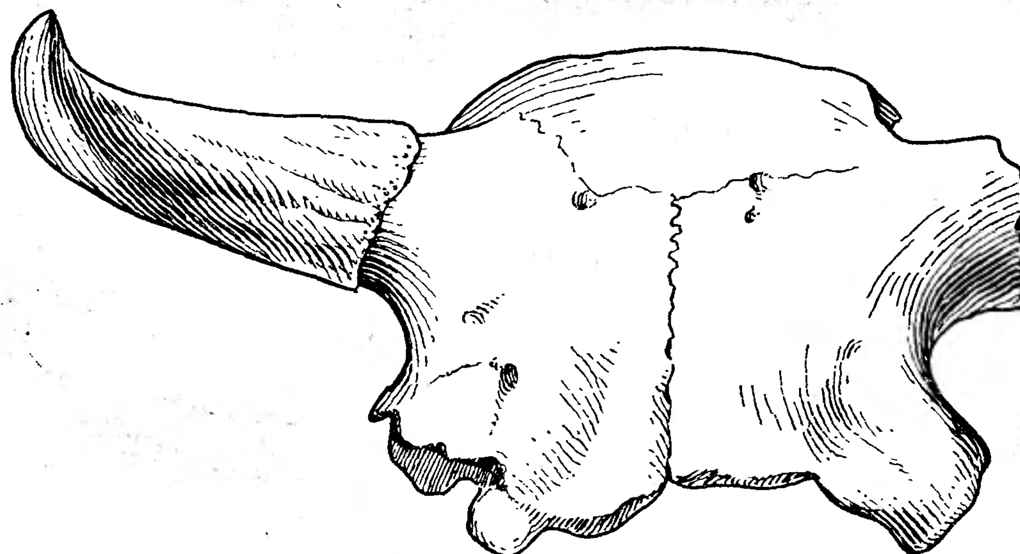


Рис. 43. Череп самца Bison bonasus, hungarorum, вид сверху. Голотип

70 мм, так что общая ширина следа до 140 мм. След всегда удлиненный. Копыта задних конечностей более узкие, прямые, без изгиба в передней трети, но могут быть немного длиннее передних. Длина их у быков около 100—115 мм, но у очень крупных старых быков могут достигать значительно больших размеров, как и передние. Длина боковых копыт задних конечностей 40—55 мм.

У кавказского зубра (Bison bonasus caucasicus) копыта короче и выше, чем у беловежского. След округленный. Длина передних копыт у быка (мм) 70—85, боковых 25—35, задних 75—90, боковых 25—35.

Волосяной покров. Состоит из ости, подшерстка и направляющих волос. Остевые волосы слабо разнятся по толщине на разных частях тела. Ость мягкая и только на нижних частях конечностей, особенно около копыт, более жесткая. Подшерсток очень тонкий, мягкий, извитой и густой.

Распределение волосяного покрова по длине сильно разнится на голове, туловище и конечностях, но не столь сильно, как у бизона (Bison bison). Наибольшая длина волос на темени и между рогами, где образуется шапка в виде челки, но не такая большая, как у Bison bison, она не заполняет всего пространства между рогами, которые всегда много шире и выше челки. У Bison bonasus bonasus челка всегда хорошо выражена, лежачая, волосы наклонены вперед, но не нависают над переносьем. У Bison bonasus caucasicus челка короткая, составляющие ее волосы крупно курчавые не лежачие. Длина волос челки у беловежских зубров до 200—300 мм, у кавказских короче. На лбу волосы более короткие, так же как и на переносье — 60—90 мм, направлены ворсом вперед. На щеках волосы еще немного короче. Вокруг глаз кольцом волосы короткие, 10—15 мм, плотно прилегающие к выступающим орбитам.

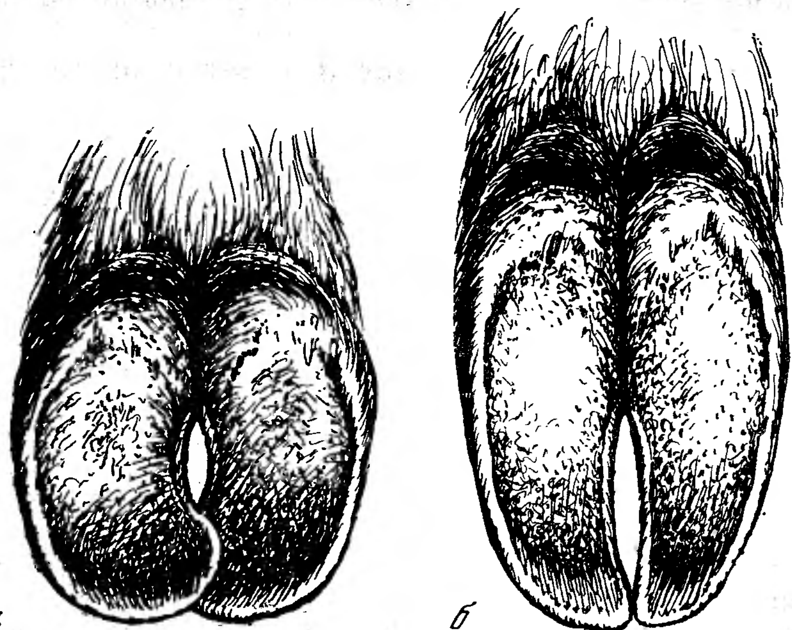


Рис. 44. Копыта левой передней ноги

а — самка Bison priscus occidentalis $2^1/_2$ лет из вечной мерзлоты Якутии, р. Индигирка, 45 км ниже поселка Белогорск;

б — самец 16 лет. Bison bonasus bonasus

Передняя часть морды около ноздрей покрыта короткой шерстью, плотно прилегающей, так же как и вокруг глаз, сверху между ноздрями волосы направлены ворсом вверх к глазам. Длина волос такая же, как у глаз. Передний, нижний и задний края ноздрей покрыты короткими волосами, верхний край и пространство между ноздрями широкой полосой до верхней губы голые — образуется носовое зеркало. Носовое зеркало и края ноздрей покрыты крупноморщинистой кожей черно-бурого цвета. На губах такая же крупноморщинистая кожа, но окрашены в черно-бурый цвет с слабым розовым оттенком.

Ресницы короткие — 15—20 мм, черно-коричневые. Вибриссы также короткие, слабо выделяются из общего волосяного покрова. Они расположены под ноздрями, под нижней губой и над глазами. Волосы челки прямые или слабо волнистые, на остальных частях головы, на переносье и щеках более извиты, иногда широкими завитками — у Bison bonasus bonasus. У кавказских зубров (Bison bonasus caucasicus) вся голова в крупных завитках, курчавая. Уши снаружи и внутри покрыты мягкой, длинной, волнистой шерстью, около 100—120 мм длиной.

На нижней стороне головы волосы сильно удлинены и образуют бороду, которая без резкой границы переходит в волосяной подвес нижней части шеи и груди. Борода плоская, имеет приблизительно форму треугольника, обращенного вершиной вниз. С возрастом у быков борода и особенно подвес становятся короче, так что у старых быков подвес едва намечен. У коров, наоборот, борода и подвес с возрастом не укорачивается, а даже удлиняется. Длина волос в бороде у быков Bison bonasus bonasus 350—400 мм, в подвесе 180—250 мм, у коров приблизительно такая же, в некоторых случаях даже длиннее. Быки Bison bonasus caucasicus имеют бороду не длиннее 250 мм, подвес около 150 мм. Старые быки иногда почти совсем лишены бороды и подвеса. У коров до старости сохраняется борода и подвес, как у средневозрастных быков, или немного длиннее.

Волосяной покров плеч и лопаток значительно короче, чем в гриве и подвесе, но немного длиннее, чем на задней части тела. В зимнем меху длина волос у быков и коров 50—90 мм, на боках таза — 40—60 мм.

Вдоль всего хребта от затылка до корня хвоста, полосой, волосы удлинены, образуя выделяющийся из общего покрова гребень. В передней части на верху шеи и на холке образуется более длинная, чем вдоль хребта, грива. Этот гребень на хребте образуется очень рано и у телят 5 месяцев уже хорошо выражен. Длина волос в гриве 120—160 мм, может достигать 200 мм.

У беловежских зубров грива от затылка по шее и загривку переходит без перерыва в гребень, идущий вдоль хребта. У кавказских над лопатками образуется небольшой перерыв, причем грива на шее имеет небольшой наклон вперед, а за перерывом — вверх и немного назад.

Беловежские зубры на шее и передней части туловища имеют волнистые волосы. За лопатками на боках и тазовой области волосы извитые или слабо курчавые — из крупных завитков. У кавказских зубров

шерсть на щеках, боках шеи, плечах и всем туловище курчавая. На щеках и шее завитки крупные, крутые, на туловище очень крутые, мелкие, подобно каракулю, но отличаются тем, что они не вытянуты в полосы, а отдельные, короткие, 10—15 мм [2].

Волосы на задней стороне предплечий умеренной длины, около 100—150 мм, и не образуют таких резко выделенных «штанов», как у Bison bison.

У коров Bison bonasus bonasus в зимнем меху на нижней стороне туловища — под брюхом и по краям окороков растут длинные волосы, свешивающиеся вниз и резко отделяющиеся от остального покрова. У зубриц Bison bonasus caucasicus такого подвеса не образуется.

Конечности ниже метакарпального сустава и ниже пяточного покрыты короткими волосами. Ниже скакательных суставов ости более жесткие, чем на остальных частях конечностей.

Пучки длинных волос (100—130 мм) окружают конец кожного мешка полового члена.

Волосяной покров хвоста резко разнится у беловежских и кавказских зубров, особенно у зубриц. У Bison bonasus bonasus быки имеют хвост, несущий на расстоянии 40—50 см от корня очень большую кисть, которая особенно в зимнем меху слабо отграничена. В это время проксимальная часть хвоста покрыта более короткими волосами. Однако часто в зимнем меху хвост самцов бывает оволосен от корня длинными волосами, постепенно удлиняющимися к концу. Летом разница в оволосении хвоста выражена более резко, так как проксимальная часть покрыта более короткой шерстью.

У коров Bison bonasus bonasus, особенно зимой, хвост бывает покрыт длинными волосами от самого корня и напоминает лошадиный. Кисть хвоста состоит из многочисленных обособленных волнистых прядей. Длина волос в кисти 400—500 мм. Проксимальная часть хвоста Bison bonasus caucasicus у быков и коров несет всегда короткие курчавые волосы, поэтому кисть резко отделяется.

Внутренняя сторона хвоста от корня на $^2/_3$ длины почти голая у кавказских зубров. У беловежских эта полоса короче, занимает приблизительно $^1/_2$ длины хвоста и покрыта короткими, плотно прилегающими волосами, постепенно удлиняющимися дистально.

Волосяной покров новорожденных телят имеет все признаки его распределения у взрослых, но в общем он еще почти лишен удлинений в челке, гриве и подвесе. Он довольно равномерный, и даже на конечностях волосы лишь немного короче, чем на туловище. Более или менее выражен гребень вдоль хребта, имеются борода и кисть хвоста. Причем на лбу, в гребне и на хвосте волосы бывают слабо курчавые. У молодых бычков от 5-месячного возраста и приблизительно до 2 лет волосяной покров на всем теле волнистый, за исключением морды и дистальных частей конечностей. Курчавость на задней части тела появляется у Bison banasus bonasus в возрасте около 2 лет. У кавказских (Bison bonasus caucasicus) телята родятся уже курчавыми, хотя в начале эта завитость волос

выражена еще не сильно. Настоящая курчавость возникает в возрасте одного года, т. е. с отрастанием первого меха взрослых животных.

Линька. Происходит один раз в год, весной и в начале лета. Время начала и особенно окончания сильно варьирует как в зависимости от пола и возраста, так и от состояния животных. Начинается в первых числах мая, окончательно выпадает весь старый подшерсток и ость иногда только к периоду гона. На Кавказе у вполне взрослых и здоровых зубров линька завершается в июне. Однако и у кавказских зубров смена зимней шерсти может затягиваться до конца июля, а у беловежских даже до первых чисел августа.

Первыми вылинивает голова и конечности, потом шея, брюхо и бока. Дольше всего старая шерсть сохраняется на верхней части тела.

Отрастание нового меха начинается почти одновременно с выпадением старого, т. е. с конца мая. В период гона зубры имеют полный новый волосяной покров, наиболее темный, яркий и блестящий. В октябре и ноябре продолжается рост нового меха. Полного развития зимний покров достигает к декабрю.

Bison bison вылинивает раньше зубров, особенно в южных частях ареала, и летом задняя половина туловища, за лопатками, у него бывает почти голая.

У лесных бизонов (Bison priscus athabascae) линька протекает, как у зубров, но начинается несколько позднее в связи с более холодным климатом мест его обитания.

В особенности поздно начиналась линька у Bison priscus occidentalis, обитавшего в суровых условиях времени последнего оледенения.

Окраска. Сравнительно с другими видами Bison однотонная буро-ко-

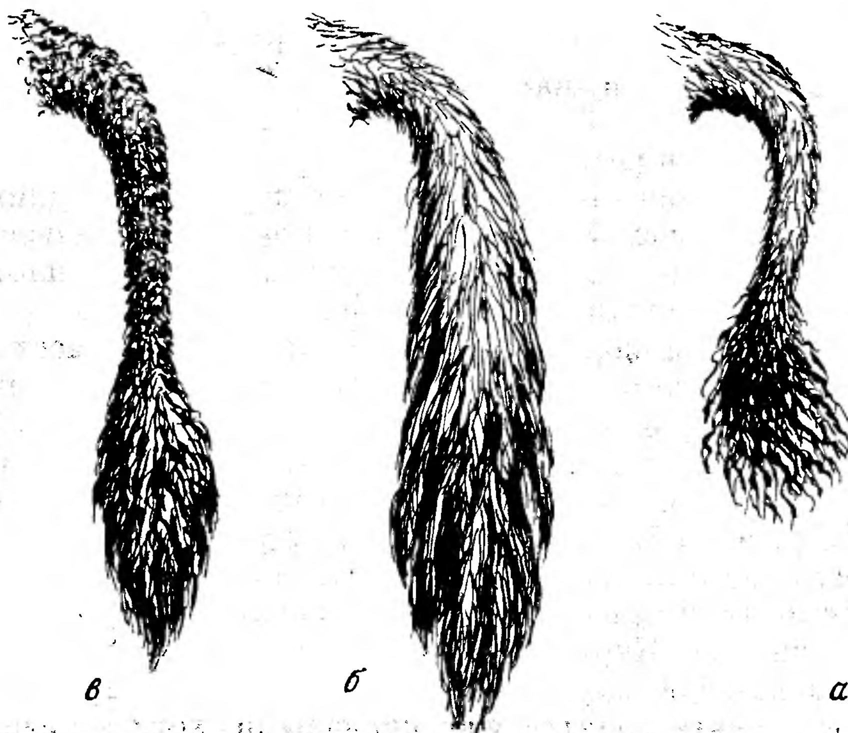


Рис. 45. Хвосты в зимнем меху

а — Bison bison bison;
б — Bison bonasus bonasus;
в — Bison bonasus caucasicus

ричневая, лишь слабо различающаяся в разных отделах, как у быков, так и у коров. Общий тон близок к Rood's Brown XXVIII и Olive Browon XL [Ridgway, Color Standards and Color Nomenclature, Washington, 1912]. Коровы окрашены несколько однотонней быков в летнем меху.

Быки Bison bonasus bonasus в полном зимнем меху начиная с периода гона, т. е. с сентября, имеют коричнево-бурую окраску. Наиболее темно окрашены у них бока головы, борода, подвес, брюхо и нижние части конечностей, имеющие черно-коричневый цвет. Выступающий волосяной гребень вдоль хребта несколько темнее окружающего меха, часто образует полосу, доходящую до хвоста. Челка и уши обычно светло окрашены, охристо-бурые. Иногда эта светлая окраска переходит и на переносье. Несколько светлее остальных частей туловища холка, плечи, иногда и бока шеи, охристо- или рыже-коричневые. Волосы полосой над ноздрями и по переднему краю ноздрей и полоса под нижней губой коричневато-белые. Пространство на верху носа, выше светлой полосы над ноздрями, темное, черно-коричневое. Короткая шерсть вокруг глаз, по выступающим орбитам, коричневая.

Цвет волос около средних и боковых копыт обычно более светлый, чем остальная окраска конечностей, коричневато-охристый или сероватый. Проксимальная часть хвоста коричнево-бурая, дистальная, где образуется кисть, часто светлая, однотонная, с челкой. Если кисть темная, то в ней всегда имеются светлые беловатые полосы.

У зубриц в зимнем меху потемнение выражено только на боках головы, слабо — на брюхе и на дистальных частях конечностей. Борода, подвес, волосы на задней стороне предплечий, шерсть на передней и задней стороне окороков и хвост, а часто и длинные свешивающиеся волосы под брюхом светло окрашены, однотонно с челкой, охристо-бурые, или светлые, рыжевато-бурые. Холка, плечи и бока шеи также светлее остального туловища, охристо- или рыже-бурые. Эта окраска и у быков, и у коров может варьировать, иногда переходя из коричнево-бурой в серовато-коричневую.

Так как ость у зубра мягкая, неломкая, то к весне не заметно резкого снашивания меха, что имеет место у диких баранов и особенно у оленей. Окраска лишь немного светлеет и тускнеет. Но во время линьки, когда начинает вылезать подшерсток, цвет зубров становится совсем тусклым, светлым, серо-бурым.

Окраска зубров может несколько варьировать в зависимости от возраста, пола и сезона. Наиболее темно окрашены зубры бывают сразу после линьки, когда начинает отрастать новый, еще очень короткий мех. Однако у зубров никогда не бывает такого периода, как у степных бизонов (Bison bison bison), у которых задняя часть тела (позади плеч) становится почти голой.

Подшерсток зубров всегда светлее и серее остевых волос.

Годовалые и двухгодовалые Bison bonasus bonasus часто бывают в зимнем меху светлые, серо-бурые с потемнением, кофейно-шоколадного тона на лицевом отделе головы, вдоль хребта, на брюхе, хвосте и конеч-

ностях. Молодые коровы (3—4-летние) в феврале также часто светлоокрашенные, серо-бурые, с светло-шоколадным потемнением на лицевой части головы, в подвесе шеи, на брюхе, конечностях и хвосте. У взрослых окраска обычно бывает более темной.

Новорожденные беловежские зубрята пепельно-серые с охристым оттенком. Конец хвоста у них темный со светлыми волосами. Борода и волосы под горлом однотонные с туловищем. К осени, к периоду гона, телята приобретают окраску более темную, несколько приближающуюся к окраске взрослых.

Окраска кавказского зубра (Bison bonasus caucasicus) более ровная и темная, чем у беловежского, коричнево-бурая с шоколадным оттенком (тона между Warm Sepia XXIX и Hay's Brown XXXIX, Ridgway, 1912). Цвет челки лишь немного светлее, часто почти неотличим от остальной окраски. Кисть хвоста черно-кофейная, с очень редкими беловатыми волосами. В остальном распределение окраски, как и у беловежского зубра, но везде несколько темнее. Иногда челка, бока шеи, плечи и горб серовато-бурые, так же как и пах, но верх гривы и полоса вдоль хребта всегда темно-кофейные.

Новорожденные кавказские рыжевато- или буровато-серые, несколько темнее и рыжее беловежских.

Следует отметить некоторые характерные черты возрастной смены окраски разных форм Bison.

Новорожденные телята всех видов Bison имеют светлую рыжую или буровато-серую окраску. Зубры — и беловежские и кавказские — с возраста 1 года приобретают окраску, сходную с таковой у взрослых. В противоположность этому степные бизоны Bison bison bison после одного года проходят угольно-черную стадию окраски. В начале, после рождения, телята находятся большую часть времени около матери и скрываются в ее тени. После одного года телята уходят от матери и в условиях открытых ландшафтов подвергаются сильному воздействию ультрафиолетовых лучей. С этим и связана черная окраска 1—2-летних бизонов. Окраску взрослых молодые бизоны получают в двухгодовалом возрасте.

Зубр — лесное животное, поэтому и молодые приобретают сразу окраску взрослых животных. У взрослых зубров окраска верха головы и челка светлые, светлее остальных частей головы, так же как и у коров лесных бизонов (Bison priscus athabascae). Степные бизоны имеют на темени и между рогами огромную шапку черных волос, предохраняющих голову от воздействия ультрафиолетовых лучей. Летом, после линьки, когда туловище за лопатками у них почти голое, окраска этих частей у них темная, кофейно-бурая.

Подобная же разница в окраске наблюдается у африканских буйволов Syncerus caffer. Западные, мелкие обитатели лесов и прибрежных зарослей (Syncerus caffer nanus) имеют рыжую окраску, обитатели саванн, крупные формы — черную или темно-бурую. Новорожденные телята Syncerus caffer все светлые, рыже-бурые. Житель тибетских безлесных нагорий — як (Poëphagus mutus) черный или черно-кофейный. Только

старые быки приобретают на туловище рыжевато- или охристо-серую окраску. Даже телята у него до одного года кофейно-бурые.

Глаза. Радужина темно-коричневая, зрачок несколько удлинен вертикально, черный.

Bison (Bison) bonasus bonasus Linnaeus
Беловежский, или литовский, зубр

Bos bonasus typicus Сатунин, 1904. Звери России, с. 755.

Bonasus europaeus Yermoloff, 1906, Smithson. Inst., Report, p. 345.

Bos (Bison) bonasus bonasus Lydekker, 1913, Cat. Ungul. Mamm., Brit. Mus. (Nat. Hist.), v. 1, p. 35.

Bison bonasus bonasus Flerow, 1923, Rept. Amer. Bison Soc, p. 38.

Тип. Неизвестен. Описан Линнеем, вероятно, по экземплярам из Беловежской пущи.

Распространение. Ныне не встречается в диком состоянии. Прежде был распространен почти по всей Европе, кроме северной.

Описание. Череп относительно для Bison bonasus крупный. Общая длина 500—580 мм; ширина лба наименьшая позади орбит — 220—285 мм. Лоб выпуклый, вздутия при основании роговых стержней мало заметны.

Роговые стержни по сравнению с Bison priscus и Bison bison мало опущены. Поэтому верхняя сторона основания роговых стержней лежит лишь немного ниже лобной поверхности (на 30—55 мм), у самок всегда меньше, чем у самцов. Предглазничная яма широкая, выражена слабо. Мыщелки снаружи округлены, без рудиментов переднего загиба. Носовая полость умеренного объема, поэтому череп в лицевой области также умеренной высоты, расстояние от нижнего края орбиты до края альвеолы M^3 несколько меньше длины ряда ложнокоренных и коренных (приблизительно на $^1/_4$). Бугор и валик на maxillare (tuber malare) так же, как и площадь прикрепления musculus masseter, умеренные,

Нёбные отростки intermaxillaria по дорзальной поверхности почти плоские, верхние их отростки (processus nasalis) умеренной длины, резко заострены и далеко не достигают nasalia, всегда много больше длины M^1.

Рога у коров имеют относительно слабый загиб внутрь, концы их широко расставлены. Рога самцов изогнуты спирально: наружу, вверх, внутрь и слабо назад. Роговые стержни направлены в стороны и слабо назад, концы загнуты вверх.

Экстерьерные признаки. Голова короткая, высоко поднятая, в естественном положении наклонена мордой вниз, горб обособлен; линия спины с прогибом позади лопаток (в области последних грудных и передних поясничных позвонков), крестец высокий, задние конечности длинные, поэтому спина не имеет пологого спуска назад к хвосту; постав конечностей прямой, не подобранный. Хвост длинный, конец кисти почти всегда достигает пяточного сустава, а в зимнем меху спускается ниже него.

Bison (Bison) bonasus caucasicus Satunin
Кавказский зубр

Bos bonasus caucasicus Сатунин, 1904, Звери России, т. IV, с. 754.

Bison bonasus var. caucasia Greve, 1906, Zool. Beob., B. XLVII, N 9, s. 269—272.

Bison kaukasicus Hilzheimer, 1909, Jahresh. Ver. Vater. Naturk., Würtemberg, B. 65, pl. 7.

Bison caucasicus Hilzheimer, 1909, Jahresh. Ver. Vater. Naturk., Würtemberg, B. 65, S. 250—252, 257, table 1.

Bos (Bison) bonasus caucasicus Lydekker, 1913, Cat. Ung. Mamm., Brit. Mus. (Nat. Hist.), v. 1, p. 36.

Bison bonasus caucasicus Flerow, 1923, Rept. Amer. Bison Soc., p. 23.

Bison bonasus armeniacus Mejlumjan, 1972. Палеофауна эпох энеолита, бронзы и железа на территории Армении. Ин-т зоологии АН АрмССР, Ереван, с. 147.

Голотип. Самка ad. Неполная шкура, Северо-Западный Кавказ. Коллекция Зоологического института Академии наук СССР, № 22087.

Распространение. Ныне истреблен, имеются только гибриды с B. bonasus bonasus разной степени кровности. Раньше был распространен на Кавказе, в Закавказье в Северном Иране.

Описание. Мелкий Bison. Череп мельче, чем у B. bonasus bonasus. Общая длина 490—560 мм; ширина лба наименьшая позади орбит — 220—250 мм.

Лоб в большинстве случаев почти плоский, очень мало выпуклый, всегда присутствуют два вздутия при основании роговых стержней. Ямы и впадины на лбу хорошо выражены, так же, как у B. bonasus bonasus.

Опускание роговых стержней до уровня лба меньшее, чем у Bison bonasus bonasus. У самцов верхняя сторона основания стержней лежит на уровне лобной поверхности или немного ниже, не больше 5 мм. У самок опускание бывает не более чем на 9 мм, а у многих основания роговых стержней находятся значительно выше лобной поверхности.

Предглазничная яма выражена ясно, верхний край слезной кости в виде валика и поставлен вертикально. Мыщелки часто с рудиментами переднего загиба.

Носовая полость относительно очень мала, поэтому череп в лицевой области низкий и ossa maxillaria также низкие; расстояние от нижнего края орбиты до края альвеолы M^3 много меньше длины ряда ложнокоренных и коренных (приблизительно на $^1/_3$). Малый объем носовой полости связан с обитанием в относительно теплом климате, редким бегом и редким интенсивным вдыханием холодного воздуха. Бугор и валик на maxillare (tuber malare) над M^1 выражен слабо. Площадь прикрепления musculus masseter относительно мала.

Нёбные отростки intermaxillaria по дорзальной поверхности вогнуты продольно, в общем кость длиннее, чем у беловежских зубров, ее задний конец (processus nasalis) в большинстве случаев заканчивается тупой широкой вершиной и подходит к nasalia ближе, чем длина M^1, иногда соприкасается с nasalia. Рога у коров очень сильно загнуты внутрь, так что концы их близко сходятся, часто асимметрично. Рога самцов изогнуты крутой спиралью (наружу, вперед, вверх, внутрь и назад), значитель-

но сильнее, чем у беловежских. Роговые стержни направлены прямо в стороны или даже немного вперед, или едва назад, концы загнуты вверх.

Экстерьерные признаки в основном те же, что у беловежских зубров, но экстерьер более легкий.

Bison (Bison) bonasus hungarorum Kretzoi
Трансильванско-карпатский горный зубр

Bison bonasus hungarorum Kretzoi, 1946, Annal. Hist. Nat. Mus. Nation. Hungarici, v. 39, N 5, p. 105—107.

Голотип. Самец ad. Мозговой отдел черепа с правым роговым стержнем. Коллекция Hung. Nation. Museum (не сохранился).

Паратип — полный скелет в коллекции Hungar. Geolog. Survey.

Распространение. Зубр системы Карпат и Трансильвании. Вымер около 1790 г.

Описание. Мелкий зубр, мельче других рас B. bonasus. Высота в плечах ниже относительно крестца, чем у других форм, хабитус более быковидный. Роговые стержни направлены вначале горизонтально в стороны, затем сильно загнуты вверх и назад — сильнее, чем у всех других зубров. Череп с плоской лобной поверхностью (подобно B. bonasus caucasicus).

Так как карпатские зубры не сохранились и шкур их нет ни в одной коллекции, приходится судить об их экстерьере по картинам, сделанным с натуры [27]. В основном сходен с кавказским зубром, имел такой же курчавый волосяной покров, но еще более короткий. В летнем меху у быков борода совершенно отсутствовала, грива была развита только вдоль верха шеи и передней части горба, очень слаба была бахрома на шее снизу и на задней стороне передних конечностей.

Окраска, видимо, несколько более светлая, чем у кавказского зубра. Экстерьер легкий, горб слабее. Рога очень сильно спирально закрученные. Кисть на хвосте, как у кавказских, только на конце. У самок бахрома на нижней стороне шеи сходная с таковой кавказских зубриц.

---

[27] *Jickeli C.* Die prähistorischen und historischen Wisent vorkommen in Siebenbürgen. Ber. d. Internat. Gessell. z. Erhalt, des Wisents. Band 2, Heft 2, 1927.

Глава пятая

История развития и географического распространения Bison

В процессе исторического развития череп бизонов претерпевал изменения.

Ранние бизоны позднего плиоцена Индии (Пинджор, Сивалики — Bison sivalensis Lydekker) и Китая (Нихован — Bison palaeosinensis Chardin et Piveteau) имеют резко отогнутые назад основания роговых стержней. Глазница слаботрубкообразна. Затылок и весь мозговой отдел узкий, резко отделенный височными впадинами. Fossae temporalia очень широкие. Бросается в глаза сходство в строении черепа ранних Bison и Leptobos. В дальнейшем череп становится шире в мозговой части, сначала удлиняется, а потом укорачивается в лицевой. Лоб расширяется и уплощается, fossae temporalia резко сужаются. Орбиты становятся резко трубкообразными и сильно выдвигаются в стороны. У наиболее поздних B. bison Linnaeus и B. bonasus Linnaeus изгибается ось черепа. Лицевой и мозговой отделы черепа образуют тупой угол вследствие опускания мозгового отдела и изменения положения головы. Орбиты вначале открываются сильно вперед, потом поворачиваются несколько больше вверх и, наконец, у самых поздних форм — резко в стороны.

Зубная система вначале слабая, приспособленная к питанию мягкими кормами, в дальнейшем может приобретать разные дополнительные образования, связанные с переходом многих поздних форм Bison на более плотные корма. Ранние бизоны были обитателями теплого климата, жили в прибрежных зарослях и лесах, корма их состояли из древесной и кустарниковой растительности и мягких трав. Впоследствии бизоны широко распространились и заняли лесостепные и даже степные области и перешли в значительной степени на твердые корма. Еще позднее многие бизоны опять возвращаются в леса, и вновь происходит дивергенция зубного аппарата.

Результаты изучения бизонов из отложений Фойгхштедта, Зюссенборна, Таубаха, Бургтонны и Эрингсдорфа, а также исследования Bison из Италии, Франции и других частей ареала этой группы диких быков в Европе, Азии и Америке позволяют сейчас проследить в общих чертах их историю от самых ранних времен до современности [Флеров, Заблоцкий, 1961; Flerow, 1967, 1969, 1969а, 1971, 1971а; Флеров, 1972].

Древнейшие представители Bison известны из верхнего плиоцена Сиваликов (Bison sivalensis Lydekker). Несколько более поздние, очень близкие к сиваликским, найдены на северо-востоке Китая (Нихован — Bison palaeosinensis Chardin et Piveteau). Поэтому можно предполагать азиатское происхождение всей группы. На северном Причерноморье бизоны появляются в позднем Виллафранке (B. tamanensis Verestschagin). Они представляют особую хорошо очерченную группу ранних Bison, выделяемую в особый подрод Eobison [Флеров, 1972] и в своей морфологии имеющих много общего с Leptobos. Отношение к Bison, найденного в Индии

и описанного Сани и Кан [Sahni, Khan, 1968], своеобразного быка Probison пока неясно. Вполне вероятно, что это одна из древнейших предковых форм линии Bison, стоящая у самого корня группы Leptobos — Bison.

Бизоны подрода Eobison были обитателями лесов, их пища состояла из мягких элементов, включающих веточные корма, листья и кору деревьев и кустарников и мягкие лесные травы. Сейчас мы имеем все основания предполагать, что колыбелью бизонов была Южная Азия, где найден древнейший их представитель — Bison sivalensis.

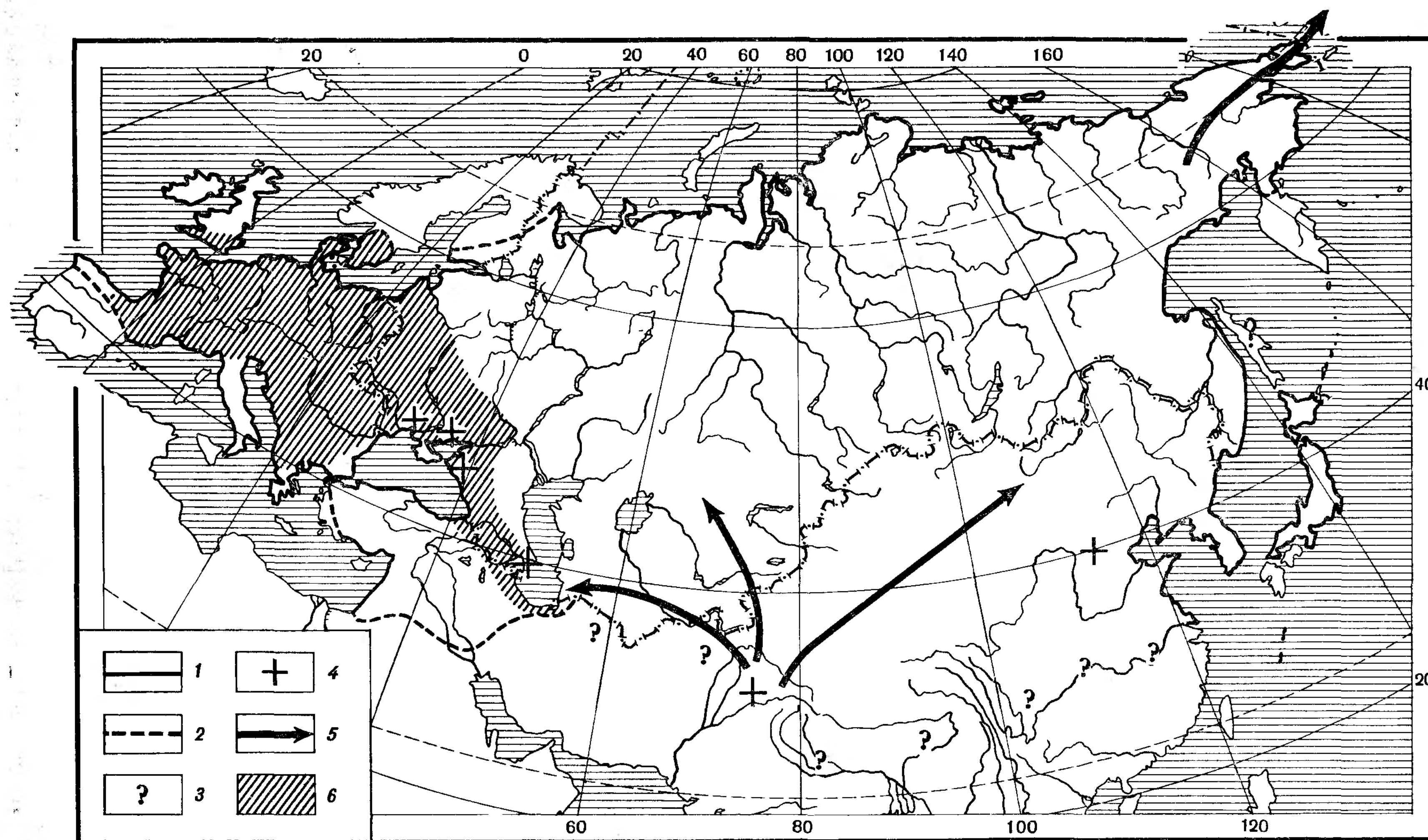
В самом позднем плиоцене и особенно в раннем плейстоцене начинается расселение Bison к северу до Северо-Восточного Китая (Bison palaeosinensis) и на запад. Первые бизоны, проникшие в Европу из Азии в самом позднем плиоцене, сравнительно короткорогие, достигли Северного Причерноморья и юга Украины (Bison tamanensis). В домидельское время они доходят в Центральной Европе до Тюрингии (B. voigtstedtensis Fischer). Это наиболее древние, известные в Центральной и Западной Европе бизоны, которые имеют основные черты строения еще относительно очень примитивные для Bison. Bison voigtstedtensis характеризуется мелкими размерами, довольно сильно выделенной широкими fossae temporalia мозговой областью; затылок имеет близкую к трапеции форму, орбиты слаботрубкообразные, направленные сильно вперед; роговые стержни, направлены в стороны, назад и заходят далеко на задний край черепа. Верхние molares короткие с округленными передними и задними стенками при основании коронок. Все эти черты строения сближают этот вид с древними бизонами. На северо-западе Европы бизоны появляются на стадии, близкой к этому виду в Кромере (Cromer Forest Bed). Все эти бизоны как по морфологическим признакам, так и по своей экологии были еще близки к древним бизонам группы Eobison и были, если не всегда настоящими обитателями леса, то, во всяком случае, лесных долин и прибрежных зарослей.

В общем, для бизонов свойственны два основных типа приспособлений: 1) обитатели лесов, питающиеся мягкими кормами (листва, ветки и кора деревьев и кустарников и лесные травы), передний отдел межчелюстных костей не расширен, симфиз нижней челюсти узкий, резцы (incisivi) прямые, долотообразные, способные выдерживать нажим при подрезании коры, дентальные отделы нижней челюсти низкие, вздутые, коренные и предкоренные зубы без дополнительных образований; 2) обитатели открытых пространств, питающиеся жесткими травянистыми кормами, передний отдел межчелюстных костей расширен, симфиз нижней челюсти широкий, резцы с расширенными коронками, приспособленные для подрезания больших количеств травы, дентальные отделы нижней челюсти высокие, узкие, способные выдерживать значительное давление при перетирании твердых кормов, коренные и предкоренные зубы имеют дополнительные образования, противодействующие стиранию коронок при перетирании жестких трав.

В минделе (эльстер) по всей территории от Средней Сибири до Германии примитивные формы бизонов сменяются последовательно Bison

Рис. 46. Географическое распространение Bison в Европе и Азии

1 — общий ареал рода Bison;
2 — предполагаемая граница;
3 — граница неизвестна;
4 — местонахождение древнейших бизонов подрода Eobison;
5 — пути миграций Bison в плиоцене и плейстоцене;
6 — ареал Bison bonasus в голоцене и в раннеисторическое время



schoetensacki lagenocornis Flerow (M_1), Bison schoetensacki schoetensacki Freudenberg (M_I—M_{II}) и далее в позднем плейстоцене Bison priscus (Bojanus). В раннем и среднем Зюссенборне, раннем Мауэре, Мосбахе и раннем Тирасполе найдены Bison schoetensacki lagenocornis. Это типичный обитатель лесов со всеми характерными морфологическими адаптациями лесного типа — загнутые рога, зубы для перетирания мягких растительных кормов и подрезания коры.

По-видимому, в это время бизоны совершенно исчезают в Южной и Юго-Восточной Азии, но широко распространяются по всей Палеарктике.

Времени среднего Мауэра и Мосбаха, позднего Зюссенборна и Тирасполя свойственны типичные Bison schoetensacki schoetensacki — обитатели областей теплого климата, пищевой режим смешанный: около 50% жестких травянистых кормов и 50% мягкой лесной растительности.

Возможно, что на этой стадии бизоны распространились на северо-восток Сибири и, может быть, к этому времени относятся первые инвазии в Северную Америку (Bison chaney). Если это так, то восточные популяции Bison schoensacki должны были быть приспособлены к холодному климату северо-востока Азии и иметь возможность преодолеть холодный фильтр того времени в Берингии.

Однако пока мы не имеет достаточных матриалов для выяснения этого вопроса.

В плейстоцене имели место многократные миграции млекопитающих из Азии в Северную Америку через появлявшийся несколько раз Берингийский перешеек [Romer, 1933; Colbert, 1937; Simpson, 1947; Hopkins, 1959]. Факт неоднократного возникновения и исчезновения этого перешейка хорошо доказан в последнее время на основании распределения донных фораминифер [Саидова, 1960, 1961]. Изучение фораминифер из донных отложений Берингова моря показывает, что в течение четвертичного периода несколько раз происходило поднятие и опускание дна в этом районе.

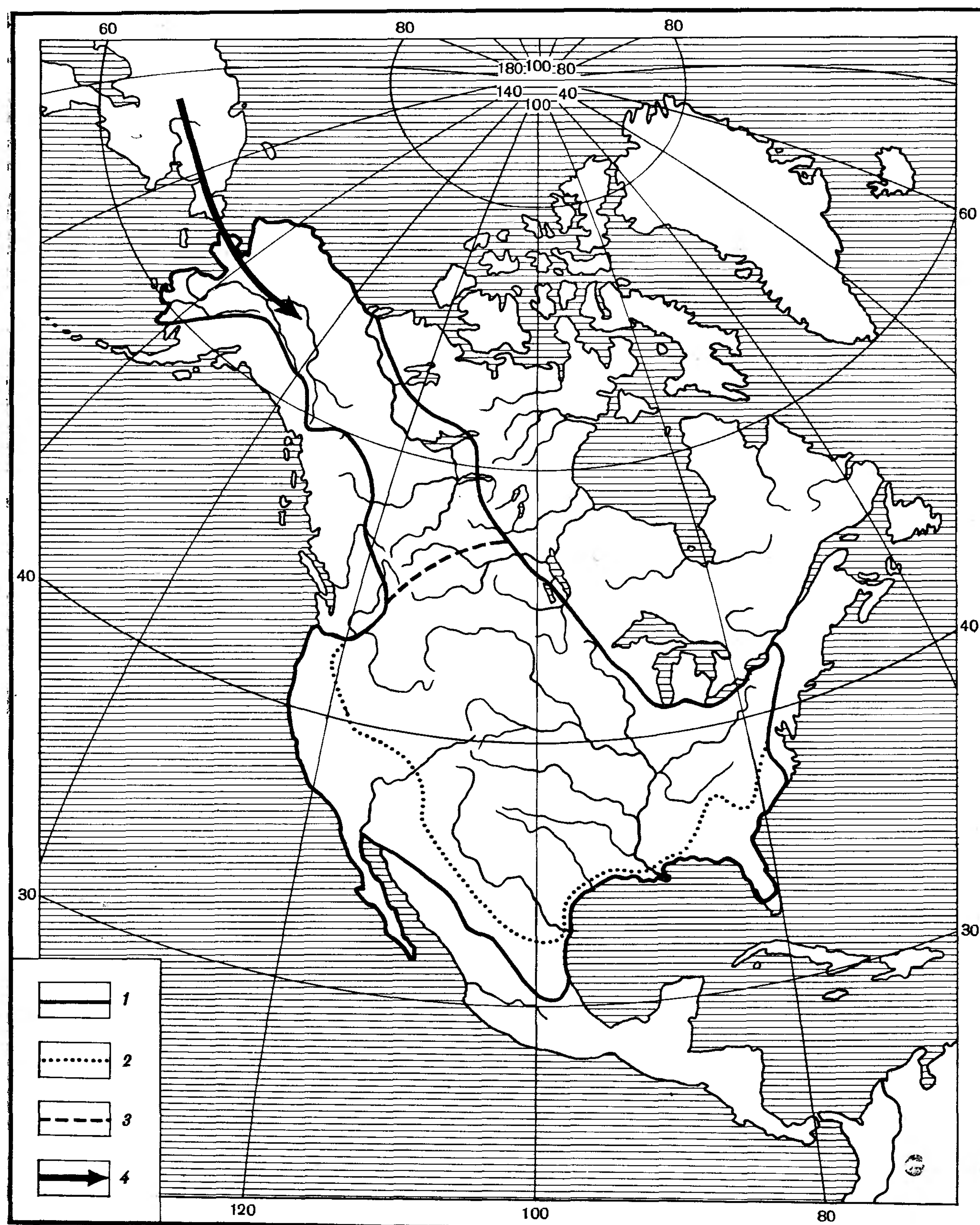
По данным, полученным Х. М. Саидовой, наиболее сильное поднятие дна Берингова моря соответствует рисской эпохе, когда глубины на материковой отмели были значительно меньше современных, в среднем на 200 м. В рисс-вюрме произошло опускание, однако глубины тогда не достигали современных пределов. Далее в вюрме произошло следующее поднятие, но не столь грандиозное, как в риссе. В раннем голоцене началось новое опускание дна, видимо, продолжающееся и сейчас.

Таким образом, во время рисского поднятия было наиболее широкое соединение Азиатского и Американского континентов в районе Берингова пролива, на месте которого возникала суша. Вюрмское соединение было, видимо, меньше рисского.

О более ранней истории берингийской суши нет прямых данных. Однако, по мнению Х. М. Саидовой, фораминиферы из колонок северо-западной части Тихого океана указывают на поднятие дна, соответствующее миндельской эпохе, которое, вероятно, происходило синхронно, как и последующие, с поднятием дна Берингова моря. Поэтому мы можем пред-

Рис. 47. Географическое распространение Bison в Северной Америке

1 — общий ареал Bison;
2 — ареал Bison bison около 1500 г.;
3 — южная граница ареала Bison priscus athabascae;
4 — путь миграций Bison в плейстоцене



полагать, что в плейстоцене было трехкратное возникновение Берингийского перешейка.

Как известно, в периоды морских регрессий с увеличением площади суши климат, по-видимому, изменялся в сторону похолодания [Воейков, 1902, 1910; Kerner, 1933; Брукс, 1952; Zeuner, 1959; Flint, Brantner, 1961]. Именно эти моменты регрессий и сопровождались наибольшими оледенениями. Время регрессий сопровождалось общим похолоданием также и в Восточной Сибири и в северной части Североамериканского материка. В период наиболее сильной регрессии имело место и наиболее мощное оледенение Канады [Baker, 1920; Flint, 1947].

Всеми этими событиями и объясняется история расселения и распространения бизонов на севере Сибири и в Северной Америке.

В миндель-риссе (хольштейн — самый поздний Зюссенборн) ареал бизона охватывает обширные территории от Западной Европы до востока Азии. Появляются степные и лесостепные популяции с широко раскинутыми рогами, зубы адаптируются к жестким кормам. Это время ранних Bison priscus.

Конец миндель-рисса, видимо, характеризуется возникновением хорошо очерченных географических рас бизонов. Возможно, в это время появляются гигантские формы, свойственные открытым ландшафтам: Bison priscus gigas Flerow населял юг Сибири, Монголию, на западе он доходил до Волги, может быть, проникал до Венгрии и Германии. Этот бизон имел широко раскинутые огромные рога, более 2 м между концами, и специфические адаптации к питанию жесткими степными травами.

Азиатские бизоны расселяются из Азии в Америку (B. chaneyi) до максимального оледенения (иллинойского). Во время иллинойского оледенения Канады они были вытеснены и обитали только в области современных Соединенных Штатов, образовав здесь гигантскую форму широколобных бизонов Bison latifrons, вполне аналогичную азиатскому Bison priscus gigas. Вся эта южная популяция была вполне изолирована от северной, продолжавшей жить в Азии, Берингии и на Аляске.

На севере Европы и Западной Сибири до Енисея на восток жил типичный Bison priscus priscus, обитатель лесов, лесотундр и тундростепей. Он имел сильно изогнутые рога и зубной аппарат, адаптированный к смешанному питанию более мягкими кормами. Носовая полость и весь лицевой отдел черепа относительно узок.

Восточную Сибирь, Аляску и Канаду населяют Bison priscus crassicornis с аналогичными B. priscus priscus приспособлениями, но имевший широкий лицевой отдел черепа и большой объем носовой полости в связи с необходимостью согревания вдыхаемого холодного воздуха подобно многим другим парнокопытным — обитателям наиболее холодных частей их ареалов.

В рисское время ареал Bison охватывает огромные пространства Европы, северной половины Азии и Северной Америки. В южной части ареала обитают гигантские формы, в Азии — B. priscus gigas, на территории южной Канады и Соединенных Штатов B. latifrons.

Европа и Западная Сибирь до Енисея на восток занята типичной формой B. priscus priscus, а Восточная Сибирь, Аляска и Канада — B. priscus crassicornis.

В позднем плейстоцене по всей Центральной и Западной Европе обитали крупные B. priscus. Однако здесь отсутствовали такие огромные экземпляры, какие существовали в Восточной Европе и в Азии.

Вообще, длиннорогие бизоны на западе редки и никогда не достигали размеров восточных. Среди европейских наиболее крупные известны на территории Венгрии, ГДР и ФРГ, Северной Италии, а на юге Франции найдены более короткорогие.

Следует отметить, что в Италии и Франции до сих пор обнаружены только поздние Bison, относящиеся к Bison priscus.

Вполне вероятно, что это явление было следствием климатических различий в разных частях ареала Bison. На западе климат был мягче, чем в Сибири и Канаде. Кроме того, Европа представляла западную окраину огромного ареала Bison. Вполне закономерно, что на окраинах ареала большинство копытных дают более мелкие формы, чем в центральных его областях, и на территории больших континентов крупнее, чем на периферии и на островах (Alces, Cervus, Capreolus, Ovis и др.). В более холодных областях обитает часть популяции, имеющая наиболее крупные индивидуумы.

В начале рисс-вюрма (эем) в Европе обитали типичные B. priscus priscus, но в конце этого времени начинается уменьшение их размеров.

Остатки бизонов, найденные в Таубахе, принадлежат крупным массивным животным, не уступавшим по размерам настоящим B. priscus. У ранних бизонов Таубаха были относительно длинные и массивные роговые стержни, но они все же были значительно короче, чем у сибирских. Они имели сильный изгиб, и концы их загибались внутрь, так что наиболее широкое расхождение их было не на концах, а в верхней трети. Только один экземпляр, хранящийся в Музее древней и новой истории Тюрингии [Museum für Ur- und Frühgeschichte Türingen (№ 3348)], найденный в Веймаре, имеет пологий изгиб. Однако он, вероятно, происходит из отложений более древних, чем Таубах, и приближается по строению к Bison priscus gigas.

В Таубахе, видимо, имеются три разновозрастных горизонта с Bison. В самом нижнем захоронены бизоны, у которых еще длинные роговые стержни,— настоящие Bison priscus priscus. Они имели челюсти и зубы, приспособленные к питанию жесткой пищей. Это обитатели открытых ландшафтов.

Далее следуют бизоны типично лесные — Bison priscus mediator. К этой форме относится наибольшее количество остатков. Роговые стержни укорочены, зубы и нижние челюсти лишены приспособлений к перетиранию жестких кормов и адаптированы для мягкой лесной пищи.

Наконец, в самых верхах Таубаха, лежащих выше паризера (ранний вюрм), найдены остатки бизонов, вполне сходных с лесными бизонами позднего Эрингсдорфа.

Таким образом, имеются все основания считать, что бизоны среднего и позднего Таубаха были обитателями лесов.

Бизоны из нижних горизонтов Эрингсдорфа характеризуются в противоположность таубахским некоторыми деталями строения их зубов, несущих специфические приспособления для упрочнения и противодействия стиранию. Эти черты свидетельствуют о большой адаптированности ранеэрингсдорфских бизонов к питанию более твердыми кормами. Это бизоны еще относительно крупные, занимающие промежуточное положение между Bison priscus priscus и Bison priscus mediator.

В противоположность этому зубы бизонов из верхних горизонтов Эрингсдорфа имеют меньшие размеры и лишены дополнительных упрочняющих приспособлений и принадлежат животным с пищевым режимом, включавшим мягкие лесные элементы. Роговые стержни их укороченные, характерные для верхнеплейстоценовой формы европейских и западносибирских бизонов Bison priscus mediator, обитавшей здесь в вюрмское время.

Так как бизоны Эрингсдорфа имеют короткие и менее массивные роговые стержни, чем бизоны Таубаха, можно предполагать, что в Западной и Центральной Европе измельчение бизонов началось раньше, чем в Восточной Европе и особенно в Азии. Там в раннем вюрме еще продолжали существовать крупные длиннорогие Bison priscus priscus и Bison priscus crassicornis. На западе же, как уже сказано, даже во время их максимального развития бизоны не достигали таких огромных размеров.

По всем полученным пока данным о бизонах Эрингсдорфа можно сделать предположение, что в течение накопления отложений этого местонахождения здесь произошли некоторые изменения как в ландшафте, так и в морфологии бизонов. В начале ландшафт был более открытым, лесостепным, с обильным травяным покровом, составлявшим жесткий пищевой режим бизонов и вызвавший усложнение и упрочнение зубов. Климат был холодным. В дальнейшем климат становился теплее, возникли обширные массивы леса, бизоны перешли на более мягкие лесные корма, их зубы потеряли специфические приспособления для перетирания жестких трав. Рога укорачиваются, как у всех лесных форм быков. Можно считать, что со времени самого позднего Таубаха и Эрингсдорфа (верхние травертины) начинается первый сдвиг в сторону возникновения из западной популяции B. priscus, настоящей лесной формы, эндемика смешанных лесов Европы — зубра B. bonasus.

Из сказанного явствует, что со времени Таубаха начинается изменение бизонов в сторону укорочения роговых стержней. Бизоны сначала еще сохраняли общие очень крупные размеры. Череп и кости посткраниального скелета остаются у самцов массивными, но роговые стержни у экземпляров из среднего Таубаха уже укорочены. Они иногда сходны по длине со стержнями из Эрингсдорфа.

Далее, во время раннего Эрингсдорфа появляются специальные адаптации для твердых кормов. Рога у этих бизонов сильнее развернуты, чем у бизонов раннего Таубаха; вершины их широко раздвинуты.

Во время позднего Эрингсдорфа бизоны снова переходят на мягкие лесные корма и теряют приспособления для жесткой пищи.

В Сибири и Северной Америке в рисс-вюрме еще продолжали существовать крупные формы бизонов (B. priscus priscus в Западной Сибири и B. priscus crassicornis в Восточной и в Канаде). В начале вюрма в Западной Сибири бизоны мельчают, появляются повсеместно переходные формы от крупных B. priscus priscus к более короткорогим B. priscus mediator. В это же время в Восточной Сибири, на Аляске и в Канаде еще живут крупные длиннорогие B. priscus crassicornis.

В южной Канаде и в Соединенных Штатах на смену гигантским B. latifrons приходят бизоны с менее длинными рогами — B. alleni.

Конец вюрма в Европе характеризуется присутствием переходных бизонов от B. priscus mediator к B. bonasus. Это так называемые B. bonasus «major». После исчезновения канадского ледникового щита Bison вновь проникают в Канаду с северо-запада из Аляски и из Берингии. Однако подобно многим другим млекопитающим бизоны распространяются только в бассейне Маккензи, не захватив пространства, прилегающие к Гудзонову заливу и Восточную Канаду. Это, по всей вероятности, объясняется тем, что названные районы позже других освободились ото льда и условия жизни в них оставались непригодными для многих зверей (бизон, лось, вапити и др.) Кроме того, в этих местах чрезвычайно влажных, с очень многочисленными реками, озерами и болотами резко сказывается влияние Гудзонова залива, создающее, очень суровую обстановку.

Ко времени исчезновения оледенения начинается постепенное измельчение бизонов в Европе, Азии и Америке. У них сильно укорачиваются рога и на смену длиннорогим Bison priscus priscus, B. priscus crassicornis приходят короткорогие B. priscus mediator и Bison priscus occidentalis. Эти последние подобно длиннорогим также имели очень широкий ареал; северо-восток Сибири, Аляску и Канаду населяла близкая к современной раса B. priscus occidentalis, а юг Канады и Соединенные Штаты — предок современных степных бизонов — B. bison antiquus.

В конце вюрма ареал Bison начинает постепенно разрываться и к началу голоцена он полностью разрывается. Бизоны вымирают на огромной территории Северной Европы и Западной Сибири и сохраняются только в Европе, за исключением ее северной части, в Восточной Сибири, на Аляске, в Канаде и Соединенных Штатах. Образуются самостоятельные популяции, начинается дифференциация бизонов.

К началу голоцена возникают три географически изолированные популяции с независимыми линиями исторического развития, резко различные экологически и морфологически и хорошо адаптированные к соответствующим условиям обитаемого ими ландшафта. Это Bison bonasus Linnaeus — обитатель широколиственных и смешанных лесов Европы, Кавказа и Северного Ирана с умеренным климатом и низким снеговым покровом; Bison bison Linnaeus — житель открытых пространств южной половины Северной Америки и Bison priscus athabascae Rhoads, населяющий северные таежные леса Канады и северо-востока Сибири с су-

ровым климатом, непосредственный потомок позднеплейстоценового Bison priscus occidentalis.

В раннем голоцене ареал Bison был еще сначала широким, но постепенно сокращался.

В Европе возникают три самостоятельных популяции — обитатель равнинных смешанных лесов с низким сенговым покровом и умеренным климатом — литовский зубр (Bison bonasus bonasus Linnaeus) и две горных: Bison bonasus hungarorum Kretzoi — система Карпат и Bison bonasus caucasicus Satunin, ареал которого охватывал сначала весь Кавказ, Закавказье и хребты Северного Ирана. Впоследствии ареал сократился, и зубр сохранился только на северо-западной части главного Кавказского хребта.

С затоплением шельфа ареал бизонов в Северо-Восточной Сибири сильно сократился. Поднялся уровень подпочвенных вод, низменности превратились в заболоченную тундру, исчезли леса, изменился травяной покров, получили широкое распространение ассоциации сфагновых болот и бизоны лишились своих кормовых ресурсов. Все эти события в период после термического оптимума в голоцене были причиной вымирания последних бизонов в Сибири.

Bison priscus athabascae вымирает на северо-востоке Сибири и на Аляске и сохраняется только в Канаде. В США возникают самостоятельные популяции: Bison bison bison Linnaeus (открытые равнины), Bison bison «Pensylvanicus» Shoemaker (леса восточных штатов) и Bison bison oregonus Bailey (скалистые горы в пределах США и южной Канады).

Однако вполне вероятно, что в некоторых деталях история Bison протекала несколько иначе. Имеющиеся в нашем распоряжении сведения о морфологии и истории Bison приводят нас к заключению о возможности существования в Европе двух параллельных ветвей, которые с раннего миндель-рисса развивались самостоятельно. Одна ветвь возникла во время самого позднего Зюссенборна в условиях открытых и полуоткрытых пространств и существовала самостоятельно до конца рисс-вюрма (эема). Это типичный Bison priscus priscus.

Вторая ветвь, ведущая свое начало непосредственно от Bison schoetensacki schoetensacki, существовала в лесных областях Европы вплоть до конца вюрма, когда она превратилась в настоящего зубра Bison bonasus. Иными словами, эта картина сходна с историей слонов групп antiquus и primigenius. Вполне вероятно, что с отступанием и наступанием ледника и отступанием и наступанием лесов смещался и ареал обеих форм бизонов.

Подобная мысль была высказана еще Хильцхаймером [Hilzheimer, 1918]. Против такого положения существует только одно существенное возражение. Со времени позднего Зюссенборна (M_{II}) до позднего Таубаха (поздний эем) мы пока не имеем остатков лесной группы. Для этого отрезка времени пока известны только бизоны открытых пространств. Однако это не может считаться доказательством отсутствия лесных бизонов. Вполне возможно, что они были отнесены в это время в районы,

где пока не было сделано находок. Кроме того, занимаемая ими тогда территория могла быть очень ограниченной и остатки их могли не сохраниться по разным причинам.

Следует сказать, что близкая к этому картина наблюдается и в Азии. Начиная с конца миндель-рисса, в течение всего рисса весь юг ареала бизонов занимала, видимо, гигантская степная форма Bison priscus gigas. Далее на север в Сибири мы имеем на близких территориях находки длиннорогих — лесостепных и лесотундровых бизонов Bison priscus crassicornis и короткорогих лесных типа Bison priscus occidentalis.

Необходимо сказать, что так же, как и в Европе, в Сибири теперь известно несколько местонахождений древних короткорогих лесных бизонов, очень близких к европейским Bison schoetensacki, но более крупных и массивных. Они известны из Западной Сибири (район Минусинска), из Средней Сибири (на р. Вилюй) и с северо-востока Сибири (с р. Колымы).

В Азии и на северо-западе и крайнем севере Америки бизоны вымерли в начале голоцена. По-видимому, в данном случае мы имеем дело с явлением, аналогичным распространению овцебыка. Ovibos вымер на всей территории Палеарктики и сохранился лишь на крайнем севере Америки и в Гренландии, т. е. в тех местах, где климатические и общеландшафтные условия связаны с близостью материковых льдов. Даже в Северной Америке овцебык постепенно отступал с левого, западного, берега реки Маккензи и уходил на восток, ближе к ледниковым территориям. С отступанием ледника в Европе и Западной Сибири, исчезновением локальных оледенений Восточной Сибири и Аляски, общим потеплением в этих областях и связанными с этим изменениями в растительном покрове отступал и овцебык. Постепенно отходил к востоку и лесной бизон (Bison priscus athabascae) и, сокращая свой ареал, нашел последнее прибежище в лесах территории Большого Невольничьего озера.

Чем же можно объяснить вымирание бизонов и других крупных млекопитающих на обширных пространствах Сибири и севера Америки? Многие считают, что одной из основных причин вымирания послужила деятельность человека. Несомненно, она была велика (особенно в последние два-три тысячелетия), но, конечно, не настолько, чтобы в эпохи палеолита и неолита заметно сократить численность таких животных, как мамонты, волосатые носороги, бизоны, пещерные медведи и львы. Иногда говорят, что в Африке население было малочисленным и поэтому там сохранились слоны, носороги, буйволы и другие млекопитающие. Южная Азия, Индия, Индокитай, наоборот, отличались большой населенностью, однако там до наших дней дожили и слоны, и носороги, и дикие быки.

Как же представляют себе сторонники антропического фактора вымирания крупных животных населенность Европы, Западной Сибири, районов Таймыра и Верхоянска в последние два-три тысячелетия? Вероятно, Европа, по их мнению, была очень мало заселена, во всяком случае, значительно менее, чем названные части Сибири, так как именно в Ев-

ропе дольше всего сохранялись большерогие олени, туры и до последнего времени жили зубры, а по всей Сибири эти звери были истреблены человеком!

Всем известно, что бизоны в Северной Америке процветали вплоть до проведения Тихоокеанской железной дороги, несмотря на то, что индейцы всегда охотились на них. Но после проведения железной дороги американцы в течение десятка лет расстреляли из «ремингтонов» все миллионные стада бизонов [Hornaday, 1889; Seton, 1927; Garretson, 1938].

Посмотрим теперь, каковы же действительные причины изменения ареалов и вымирания бизонов и других плестойценовых млекопитающих. Прежде всего следует сказать, что вымирание обусловливается широким комплексом причин. Однако для разных видов ведущие факторы различны.

Мы знаем, что лось в Западной Сибири совершенно отсутствует во всех районах глубокоснежья и северный предел его распространения за Уралом резко спускается к югу по Оби, вплоть до самых южных окраин лесной зоны; затем он вновь уходит далеко на север в Восточной Сибири, где снеговой покров много меньше. В послеледниковое время был период потепления, термический оптимум, и снеговой покров был значительно слабее и в Сибири, и в Восточной Европе. Именно в это время зубр и благородный олень были широко распространены в центральной части Русской равнины, но впоследствии, когда началось последующее похолодание и увеличение снегового покрова, оба зверя отошли к югу и западу.

Канадский лесной бизон (Bison priscus athabascae) обитает в очень суровых условиях [Rhoads 1897; Seton, 1912; Raup, 1933; 1935; Soper, 1939, 1941; Fuller, 1962; Fuller, Holmes, 1972]. Зима в районе Вуд Буффало Парк начинается с конца октября и тянется до середины апреля. Большое Невольничье озеро в течение 6—7 месяцев остается подо льдом. Морозы достигают 50°. Территория эта входит в зону вечной мерзлоты. Однако все это не мешает нормальному существованию бизонов. В чем же причина? Снеговой покров здесь обычно около 50—60 см, и бизоны могут добывать корм из-под снега, разгребая его не копытами, как делают это северные олени, а мордой. На Европейской равнине условия гораздо менее суровые. Зима не так продолжительна, нет вечной мерзлоты, но снеговой покров мощнее. Это и было основной причиной, почему зубры отступили на юг и на запад, в менее снежные районы. Бизоны зимой могут довольствоваться одним снегом и обходиться без воды. Зубр, наоборот, постоянно нуждается в воде.

Западной Сибири и Аляске свойственны самые глубокие снега. В противоположность этому в Монголии, на северо-востоке Китая и Забайкалье часто зимой вообще не бывает снега, и даже бизоны не нашли бы его в достаточном количестве. Все это создавало неблагоприятные условия для жизни бизонов на обширных пространствах Восточной Европы, Сибири и Аляски.

Таблица 1. История Bison

Возраст	Европа	Западная Азия	Восточная Азия	Канада	США
			Подрод Bison		
Голоцен	Bison bonasus (bonasus, hungarorum, caucasicus). Bison priscus mediator.	Bison bonasus caucasicus Bison priscus mediator	Bison priscus athabascae	Bison priscus athabascae Bison priscus athabascae	Bison bison (с подвидами) Bison bison antiquus
Плейстоцен	Bison priscus mediator	Bison priscus mediator	Bison priscus occidentalis	Bison priscus occidentalis	Bison bison antiquus
	Bison priscus priscus	Bison priscus priscus	Bison priscus crassicornis	Bison priscus crassicornis	Bison alleni Bison latifrons
	Bison priscus gigas (только юго-восточная Европа) Bison schoetensacki schoetensacki Bison schoetensacki lagonocornis Bison voigtstedtensis	Bison priscus gigas (только южная часть ареала Bison) Bison schoetensacki sbsp.	Bison priscus gigas (только южная часть ареала Bison) Bison schoetensacki sbsp.		Bison chaneyi (?)
			Подрод Eobison		
	Bison tamanensis				
Поздний плиоцен	Bison tamanensis		Bison palaeosinensis Bison sivalensis		

Как зубру, так и лесному бизону необходим листовой и веточный корм, в состав которого входят разные лиственные породы: ива, осина, рябина, дуб, липа и др. И тот, и другой избегают обширных сфагновых болотных ассоциаций, широко распространенных в Сибири. Таким образом, в изменении ареалов и вымирании в некоторых районах бизонов, как и многих других млекопитающих, виноват не человек, а целый сложный комплекс причин: изменение материков, климата, растительности и т. д.

Человек же влиял на изменение фауны не повсеместно. В основном это влияние сказывалось, безусловно, в издавна наиболее населенных местах (междуречье Тигра и Евфрата, долина Нила, южная Европа, Ки-

Таблица 2. История бизонов в Европе

Возраст	Популяция лесных бизонов	Популяция бизонов открытых ландшафтов
Голоцен	Bison bonasus	
Вюрмское (вейхсель) оледенение	Bison priscus mediator (поздние травертины, поздний Эрингсдорф, самый поздний Таубах)	
Рисс-вюрмское межледниковье (эем). Таубахское лесное время	Bison priscus mediator (ранние травертины, ранний Эрингсдорф, средний Таубах)	Бизоны переходного типа от Bison priscus priscus к Bison priscus mediator (ранний Эрингсдорф, средний Таубах)
Рисское оледенение (саале)	Лесные бизоны не известны	Bison priscus priscus (Веймар, ранний Таубах, самый поздний Зюссенборн)
Миндель-рисское межледниковье (хольштейн) Штейнгеймское лесное время	Bison schoetensacki schoetensacki (Мосбах)	Bison priscus pruscus (поздний Зюссенборн и Мосбах)
Миндельское (эльстерское) оледенение, позднее степное время	Bison schoetensacki schoetensacki (Зюссенборн, Мосбах, Мауэр, Тирасполь)	
Лесное время Мауэра	Bison schoetensacki lagenocornis (ранние Зюссенборн, Мосбах, Мауэр и Тирасполь)	
Раннее степное время	Bison voigtstedtensis (Фойгштедт, Кромер)	
Виллафранка, поздний плиоцен	Bison tamanensis (Только юг Восточной Европы)	

тай и Индия). Влияние человека шло двумя путями. Во-первых, косвенным, когда осваивались территории под сельскохозяйственные угодия, вырубались леса, распахивались земли. Результатом этого было вытеснение преимущественно видов крупных животных, уничтожение вредных, преобразование фауны путем одомашнивания и развития животноводства.

Второй путь влияния человека на изменение фауны — это активное истребление, охота, особенно резко, катастрофически сказавшаяся на фауне млекопитающих после изобретения огнестрельного оружия и в результате развития техники.

Литература

Бибикова В. И. О некоторых биологических особенностях первобытного зубра.— Бюл. МОИП. Отд-ние биол., 1950, 4 (5).

Брукс К. Климаты прошлого. М., 1952.

Бурчак-Абрамович Н. И., Нанаев В. И. Зубры в Северной Осетии.— Тр. Ест.-ист. музея Зардаби АН АзССР, 1954, вып. 8.

Воейков А. М. К вопросу о колебаниях климата.— Метеорол. вестн., 1902, № 1.

Воейков А. М. Повсеместны ли колебания климата и периодичны ли они? — Метеорол. вестн., 1910, № 12.

Громова В. И. Первобытный зубр (Bison priscus Bojanus) в СССР.— Тр. ЗИН АН СССР, 1935, **11**, вып. 2—3.

Карцев Г. П. Беловежская пуща. СПб., 1903.

Кулагин Н. М. Зубры Беловежской пущи. М., 1919.

Саидова Х. М. Стратиграфия осадков и палеогеография северо-западного сектора Тихого океана по донным фораминиферам.— Доклады XXI Междунар. геол. конф. Пробл. X. Морская геология. М., 1960.

Саидова Х. М. Экология фораминифер и палеогеография дальневосточных морей СССР и северо-западной части Тихого океана. М.: Изд-во АН СССР, 1961.

Соколов И. И. Опыт естественной классификации полорогих (Bovidae).— Тр. ЗИН АН СССР, 1953, **14**.

Соколов И. И. О некоторых интересных находках первобытного зубра (Bison priscus Bojanus) на территории СССР.— Бюл. Комиссии по изуч. четверт. периода, 1963, № 28.

Туркин Н. В., Сатунин К. А. Звери России. 1904. Т. 4.

Усов С. А. Зубр.— Соч., 1888, т. 1.

Флеров К. К. Обзор диагностических признаков беловежского и кавказского зубров.— Изв. АН СССР, отд. мат. и естеств. наук, 1932.

Флеров К. К. Копытные Арктики.— В кн.: Г. П. Адлерберг, Б. С. Виноградов, Н. А. Смирнов, К. К. Флеров. Звери Арктики. Л., 1935.

Флеров К. К. Об основных направлениях экологической эволюции жвачных (Ruminantia).— Палеонтологический журн., 1962, № 4.

Флеров К. К. Сравнительная краниология современных представителей рода Bison.— Бюл. МОИП. Отд-ние биол., 1965, т. 1.

Флеров К. К. Древнейшие представители и история рода Bison. Териология. Новосибирск: Наука, 1972.

Флеров К. К., Заблоцкий М. А. О причинах изменения ареала бизонов.— Бюл. МОИП, отд. биол., 1961, т. 16 (6).

Baker F. C. The life of the Pleistocene or Glacial period. Urbana: Univ. Illinois. Press, 1920.

Bisoniana.— Acta theriol., 1957—1969, **1** и след.

Bohlken H. Beiträge zur Systematik der rezenten Formen der Gattung Bison.— Z. zool. Syst. and Evolutionsforsch., 1967, **5**.

Colbert E. H. The Pleistocene mammals of North American and their relations to Eurasian forms.— In: Early man / Ed. G. G. MacCurdy. N. Y.: J. B. Lippincott Co., 1937.

Flerow C. C. On the origin of the mammalian fauna of Canada. The Bering Land Bridge. California: Stanford Univ. Press, 1967.

Flerow C. C. Die Bison-Reste aus den Kiesen von Süssenborn bei Weimar.— Paläontol. Abh. A, 1969, **3**, H. 3/4.

Flerow C. C. Preliminary notes on the history of the Bison.— In: Etudes sur le Quarternaire dans le Monde.— VIII Congrès INQUA, Paris, 1969a.

Flerow C. C. On the history of Bison.— Abh. Hess. Landes amt. Bodenforsch., 1971, **60**.

Flerow C. C. The evolution of Certain Mammals during the late Cenozoic. The late Cenozoic Glacial ages. New Haven: Yale Univ. Press, 1971a.

Flint R. F. Glacial geology and the Pleistocene epoch. New York; London, 1947.

Flint R. F., F. Brantner. Climatic changes since the Last Interglacial.— Amer. J. Sci., 1961, **259**.

Freundenberg W. Die Säugetiere des ältern Quartärs von Mitteleuropa.— Geol. und Paläontol. Abh., 1914, **12**, H. 4, Taf. IV, Fig. 2.

Fuller W. A. The biology and management of the bison of Wood Buffalo National Park.— Can. Wildlife Serv. Manag. Bull., Ser. 1, 1962, N 10.

Fuller W. A., Holmes J. C. The life of the Far North. N. Y. etc., 1972.
Garretson M. S. The american Bison. N. Y., 1938.
Gregory W. K. Notes on the principles of quadrupedal locomotion and on the mechanism of the limbs in hoofed animals.— Ann. N. Y. Acad. Sci., 1912, vol. 22.
Guthrie R. D. Pelage of fossil Bison — a new osteological index.— J. Mammal., 1966, v. 47, N 4.
Hilzheimer M. Dritter Beiträge zur Kenntnis der Bisonten.— Arch. Naturgesch., Abt. A, 1918, 84, H. 6.
Hopkins D. M. Cenozoic history of the Bering Land Bridge.— Scien, 1959, **129**, N 3362.
Hornaday W. T. Extermination of the American Bison.— Repts U. S. Nat. Mus., 1886—1187, 1889.
Kerner F. Synthese der Morphogenen Winterklimate Europas zur Tertiärzeit. Wien, 1933.
Matsumoto H., Mori H. Leptobison hanaizumiensis n. gen., n. spec.— Zool. Mag., 1955, **65**, N 6.
Matsumoto H., Mori H., Marui K., Ozaki H. On the discovery of the Upper Pliocene. Fossiliferous and culturebearing Bed at Kanamori, Hanaizumi Town, Province of Rikuchu.— Bull. Nat. Sci. Mus. (Tokyo), 1959, N 44.
Mohr E. Besonderheiten an Cavicornier-Hörner.— Milu, Wiss. und kult. Mitt. Tierpark Berlin, 1965, 2, H. 1.
O'Gara, Bart W., Gary Matson. Growth and casting of horns by pronghorns and exfoliation of horns by Bovids.— J. Mammal., 1975, **56**, N 4.
Raup H. M. Range conditions in the Wood Buffalo Park of Western Canada with notes on the history of the wood bison.— Spec. Publ. Amer. Comm. Intern. Wild Life Protect., 1933, **1**, N 2.
Raup H. M. Botanical investigations in Wood Buffalo Park.— Nat. Mus. Can. Bull., Biol. Ser., 1935, **74**, N 22.
Rhoads S. H. Notes on living and extinct species of North American Bovidae.— Proc. Acad. Natur. Sci. Phila., 1898 (1897).
Romer A. S. Pleistocene vertebrates and their bearing on the problem of human antiquity in North America.— In: The American Aborigenes / Ed. D. Jenness. Toronto, Toronto Univ. Press, 1933.
Sahni M. R., Khan E. A recent find of an Upper Siwalik bovid.— Mitt. Bayer. Statssamml. Paläontol. und hist. Geol. München, 1968, 8.
Seton E. T. The Arctic prairies. London: Constable, 1912.
Seton E. T. Lives of game animals. N. Y.: Doubleday, Doran, 1927, vol. 3.
Shackleton D. M., Hills L. V., Hutton D. A. Aspects of variation in cranial characters of plains bison (Bison bison bison) from Elk Island National Park, Alberta.— J. Mammal., 1975, **56**, N 4.
Simpson G. G. The principles of classification and classification of mammals.— Bull. Amer. Mus. Natur. Hist., 1945, **85**.
Simpson G. G. Holaritic mammalian faunas and continental relationships during the Cenozoic.— Bull. Geol. Soc. Amer., 1947, 58.
Skinner M. F., Kaisen O. C. The fossil bison of Alaska and preliminary revision of the genus.— Bull. Amer. Mus. Natur. Hist., 1947, 89, art. 3.
Soper J. D. Wood Buffalo Park; notes on the physical geography of the Park and vicinity.— Geogr. Rev., 1939, 29.
Soper J. D. History, range and home life of the northern bison.— Ecol. Monogr., 1941, v. **11**.
Zeuner F. E. The Pleistocene period: its climate, chronology and faunal successions. London: Hutchinson, 1959.

Часть вторая

Морфология

Глава первая

Кожный покров зубра

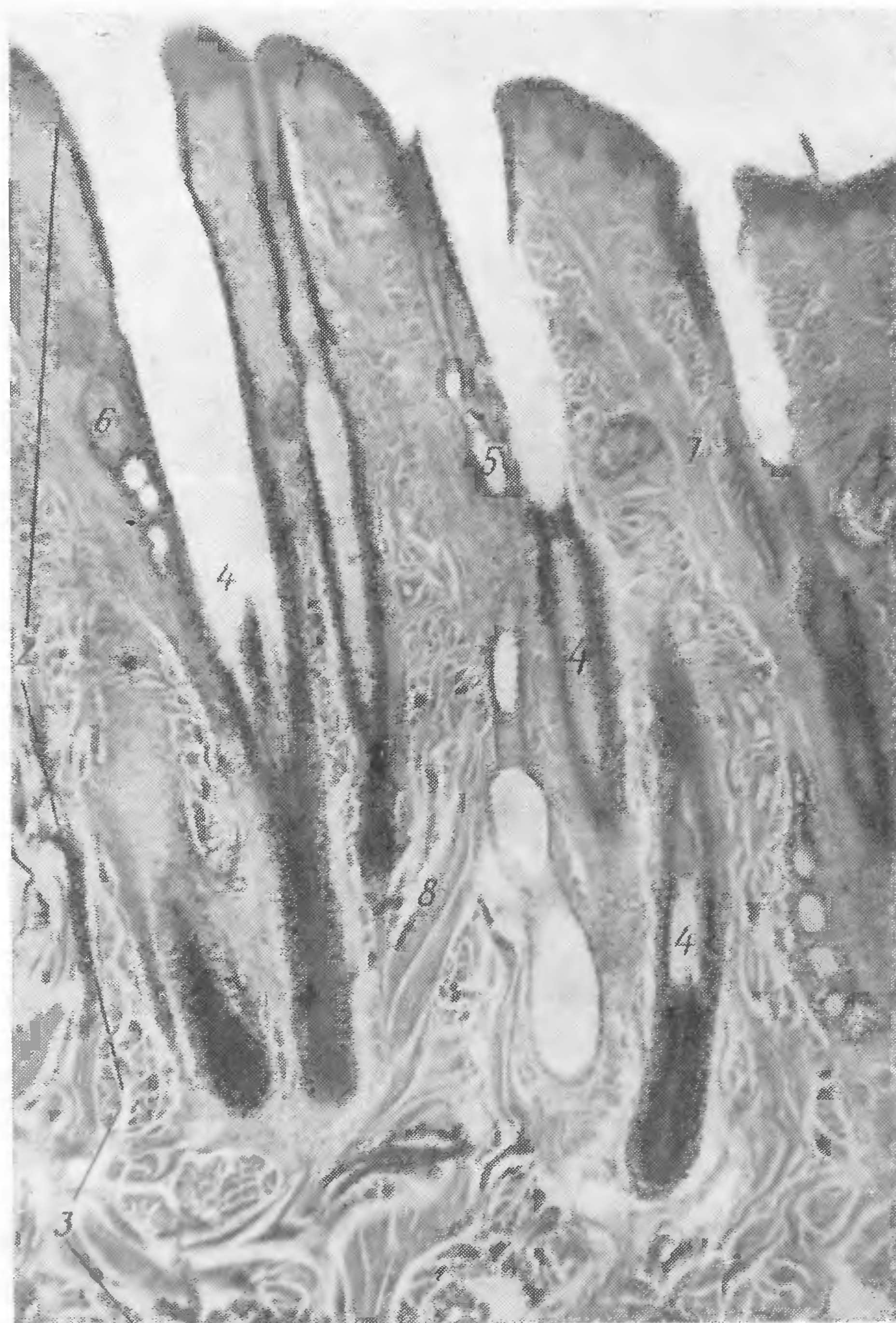
Структура кожи зубров типична для наземных млекопитающих (рис. 48). Толщина кожи зубров весьма значительна в абсолютных величинах, но относительно размеров тела она лишь ненамного превышает толщину кожи мелких млекопитающих. Так, у зубров толщина кожи загривка составляет около 0,3% длины тела, а у обыкновенной полевки и мыши-малютки — около 0,1%. Кожа зубров наибольшей толщины достигает на лобной части головы, на верхней части шеи, на загривке (табл. 3 и 4). Тоньше всего кожа в задних отделах брюха и в дистальных частях конечностей.

Эпидермис относительно тонок и на туловище, как правило, составляет 1—2% толщины кожи. Его толщина возрастает в коже конечностей, особенно в их дистальных отделах (до 4—9% в коже около копыт) (см. табл. 3 и 4). Внутренняя поверхность эпидермиса ровная (рис. 49), но иногда имеет мелкие ячеи, например в коже груди и конечностей, глубиной до 40—330 мкм (рис. 50). У некоторых зубров в отдельных участках кожи туловища имеются ячеи, у других зубров в этих же местах их нет. В большинстве случаев эпидермис состоит из основного слоя, шиповатого, зернистого и рогового (рис. 51). Однорядный основной слой образован цилиндрическими клетками, между которыми могут встречаться пигментные клетки. Степень пигментации эпидермиса в одних и тех же участках тела сильно варьирует индивидуально. Шиповатый слой в зависимости от его толщины имеет от 3 до 20—36 рядов клеток. Зернистый слой имеется в коже всего тела и обычно образован 1—2 рядами клеток, но в некоторых участках тела отдельных зверей он иногда полностью отсутствует. Тонкий блестящий слой, как правило, имеется в коже конечностей, но у некоторых особей он встречается и в эпидермисе кожи различных участков туловища.

Дерма образована плотной вязью пучков коллагеновых волокон и эластиновыми волокнами, которые многочисленны, однако только в поверхностных и наиболее глубоких отделах кожи. Эластиновые волокна в коже туловища более многочисленны, чем в коже конечностей. Пучки коллагеновых волокон, очень тонкие у эпидермиса (8—15 мкм), с глубиной утолщаются (в верхних отделах сетчатого слоя их диаметр достигает 225—480 мкм), а на границе с подкожной мускулатурой вновь становятся тоньше. Жировые клетки в дерме, как правило, отсутствуют. Кровеносные сосуды многочисленны в верхних отделах дермы. Граница между

Рис. 48. Общий вид кожи крестца взрослого самца зубра, добытого в июле

1 — эпидермис;
2 — сосочковый слой дермы;
3 — сетчатый слой дермы;
4 — корни волос;
5 — потовая железа;
6 — сальная железа;
7 — мышца, поднимающая волос;
8 — пучки коллагеновых волокон



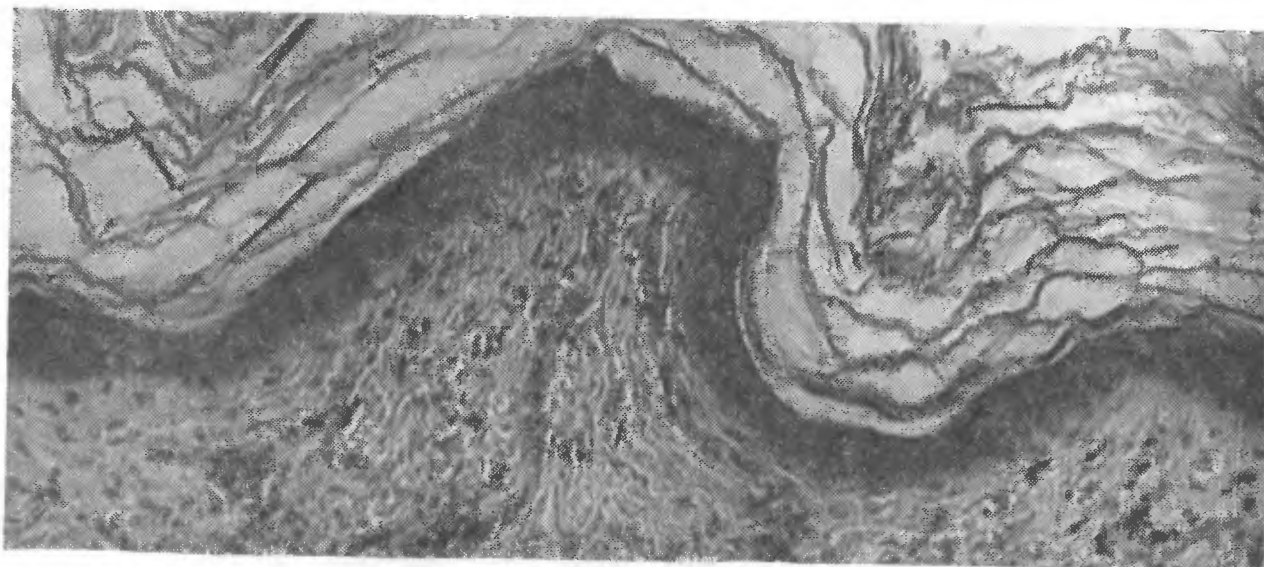


Рис. 49. Ровная внутренняя поверхность эпидермиса кожи середины брюха полуторагодовалого самца зубра (январь)

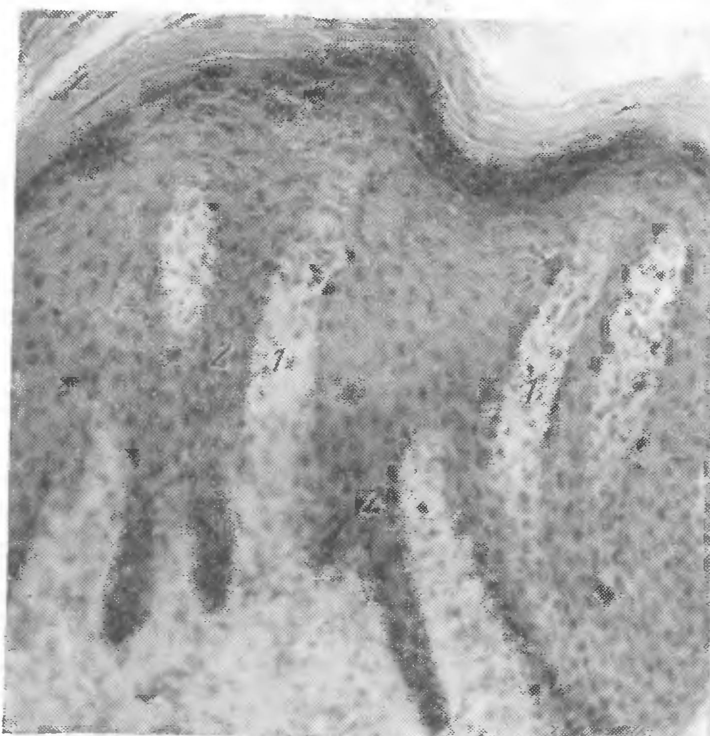


Рис. 50. Ячеистая внутренняя поверхность эпидермиса кожи у копыта передней ноги взрослого самца зубра (июль)

1 — дермальные сосочки;
2 — эпидермальные перегородки

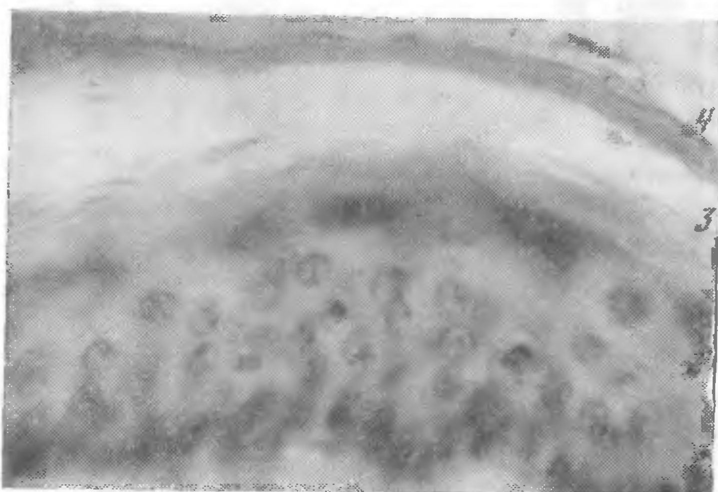


Рис. 51. Эпидермис кожи бока тела взрослой самки зубра (июль)

Слои:
1 — базальный;
2 — шиповатый;
3 — зернистый;
4 — роговой

→
Рис. 52. Преимущественно горизонтальная вязь пучков коллагеновых волокон в сосочковом слое дермы

→
Рис. 53. Плотная вязь пучков коллагеновых волокон, проходящих в различных направлениях в сетчатом слое дермы

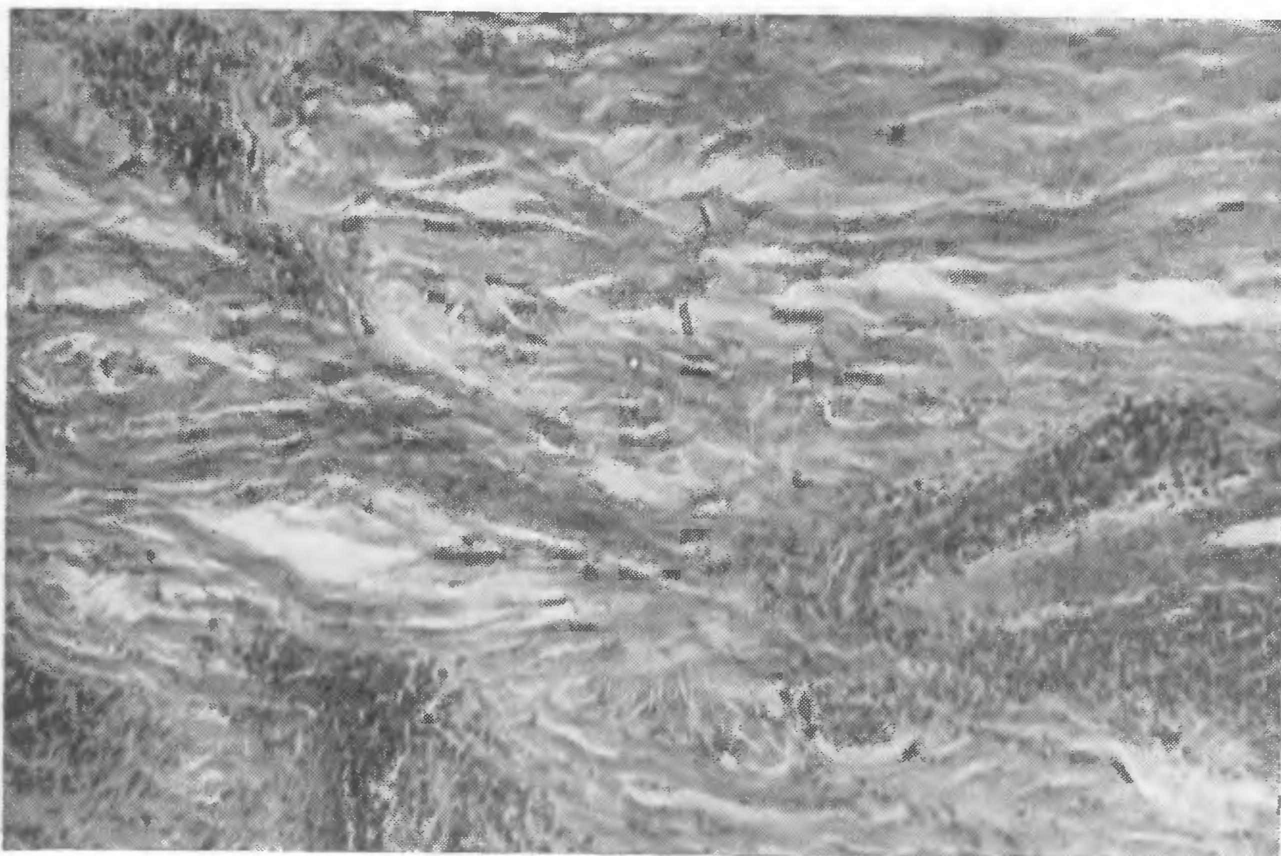




Рис. 54. Многодольчатая сальная железа в коже шеи взрослого самца зубра (июль)

1 — доля сальной железы;
2 — выводной проток



Рис. 55. Потовые железы в коже середины спины взрослого самца зубра (июль)

1 — секреторный отдел; *2* — выводной проток;
3 — волосяной фолликул

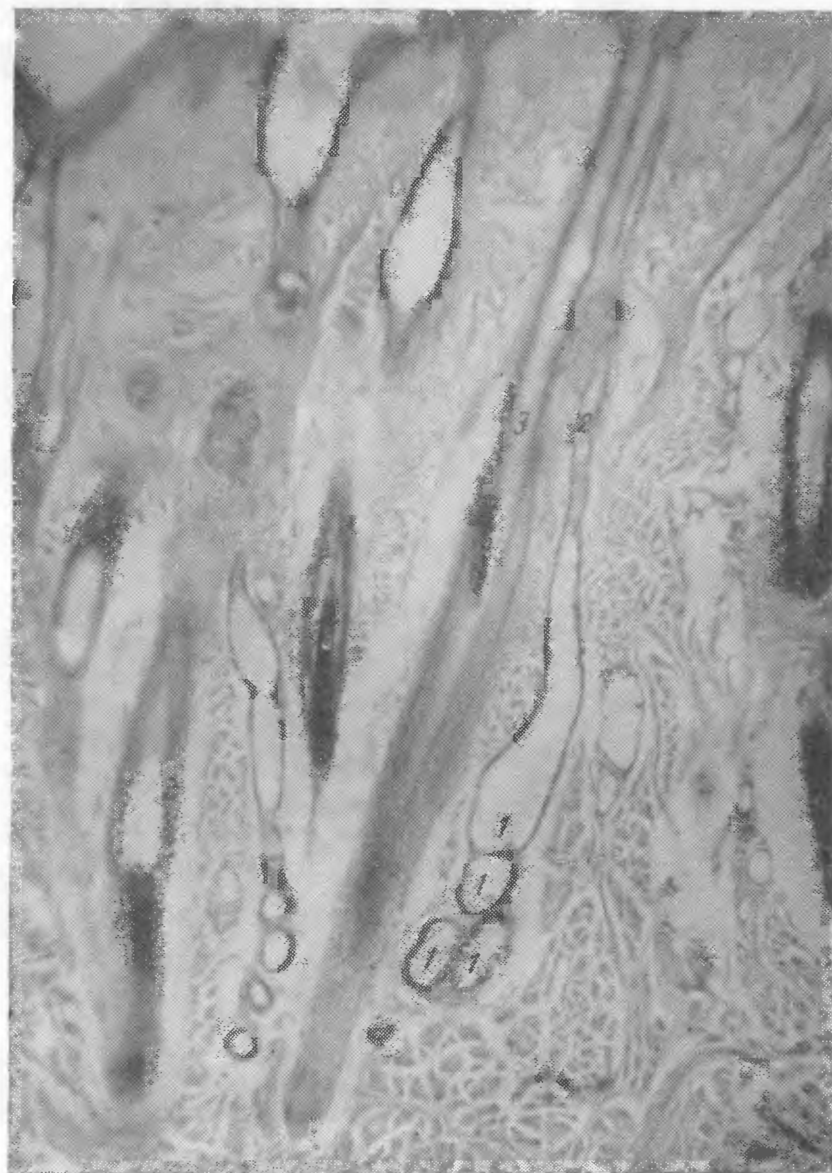




Рис. 56. Выводной проток потовой железы (1) открывается в волосяную воронку

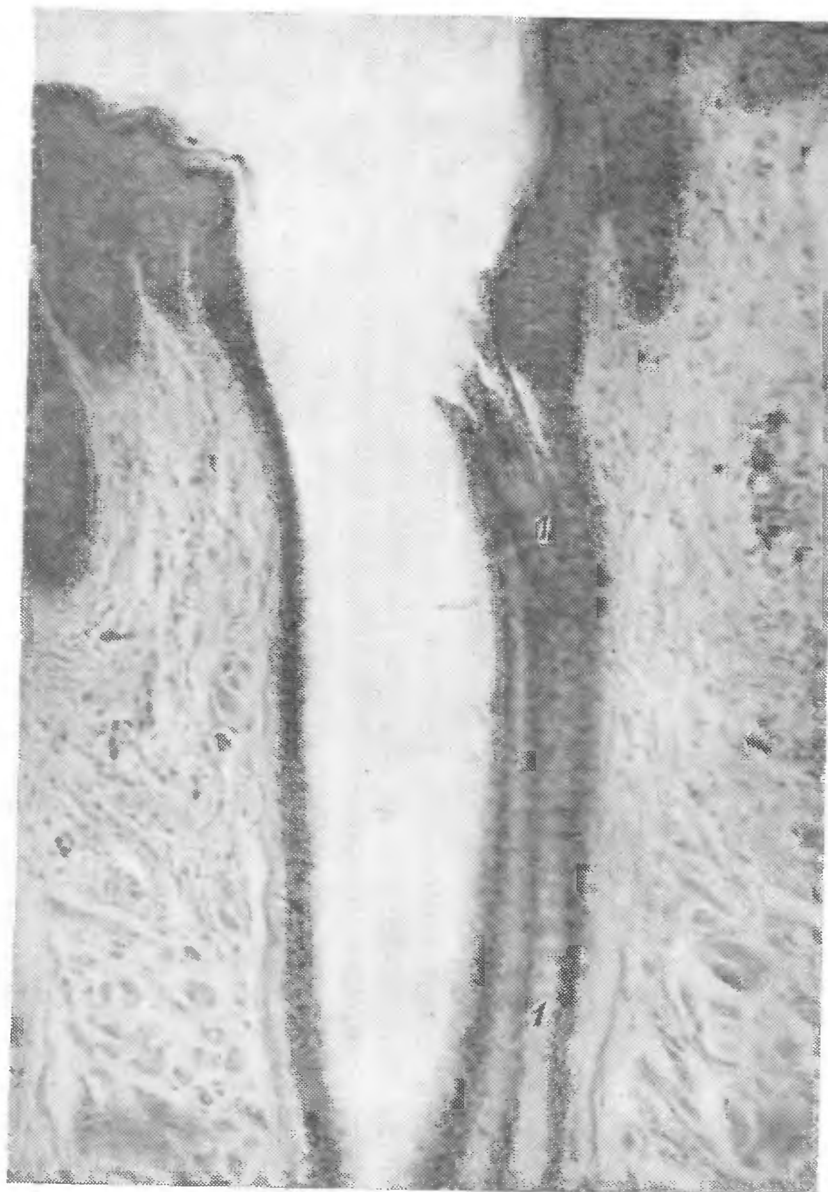


Рис. 57. Выводной проток потовой железы (1) открывается на поверхность кожи рядом с волосяной воронкой

сосочковым и сетчатым слоями проходит на уровне луковиц волос или нижних отделов потовых желез.

В коже большинства участков тела толщина сосочкового слоя меньше сетчатого и составляет 10—32% толщины дермы на боку, 16—39% — на спине, 17—47% — на брюхе, 36—52% — на голове, 20—45% — на шее, 22—52% — в проксимальных отделах конечностей и 26—60% — около копыт. В сосочковом слое дермы некоторых участков тела (груди, конечностей) имеются различной высоты дермальные сосочки. Определенной упорядоченности в их расположении не наблюдается. Коллагеновые пучки в сосочковом слое располагаются в основном параллельно поверхности кожи (рис. 52). В этом же направлении проходят и тонкие эластиновые волокна. В верхних и средних частях сетчатого слоя пучки коллагеновых волокон проходят в самых разнообразных направлениях, очень плотно переплетаясь между собой (рис. 53). В глубоких отделах сетчатого слоя коллагеновые пучки вновь в основном расположены горизонтально. Здесь встречаются толстые эластиновые волокна, которые нередко образуют сплетения и даже рыхлые пучки (например, в коже загривка, середины спины). Залегают они вдоль коллагеновых пучков. В сетчатом слое кожи головы, спины и боков тела вязь пучков коллагеновых волокон особенно плотная, а в коже брюха и конечностей более рыхлая, причем коллагеновые пучки здесь расположены в основном в горизонтальных направлениях. Иногда в глубоких отделах сетчатого слоя попадаются небольшие группы жировых клеток, достигающих размеров 56×84, 56×78 мк. Жировые клетки в подкожной клетчатке, как правило, встречаются редко.

Сальные железы обычно состоят из нескольких лопастей (рис. 54). Располагаются они позади волос, как остевых, так и пуховых, и их протоки открываются в волосяной фолликул. Сальные железы в коже туловища крупнее, чем в коже конечностей, исключая их дистальные отделы. Наиболее крупные сальные железы находятся в коже между пальцами.

Потовые железы имеют более или менее извитые секреторные отделы (рис. 55) и прямые выводные протоки, открывающиеся в волосяные воронки позади волос, недалеко от поверхности кожи (рис. 56) или прямо на поверхности кожи рядом с волосяной воронкой (рис. 57). Диаметр секреторных отделов потовых желез примерно одинаков по всему телу (см. табл. 3 и 4). Более многочисленные и сильнее извитые потовые железы встречаются в коже брюха, где сумма диаметров их секреторных отделов на уровне волосяных луковиц на протяжении 1 см препарата у зимних самцов составляет 2,12 мм посередине брюха и 3,37 мм в задней части брюха, тогда как на спине эта величина равна 0,99—1,23 мм, на боку тела 0,41—1,43 мм, на конечностях: 0,39 мм в коже около копыт и 1,15—1,91 мм в проксимальных их частях. В коже зубров отсутствуют специфические кожные железы. Специальное изучение кожи участков тела, где у многих других копытных такие железы имеются (перед глазом, между пальцами и т. д.), не обнаружило сильно увеличенных сальных или потовых желез.

Таблица 5. Длина волос (в мм), (n=10)

Проба	Категории и порядки волос							
	направляющие		остевые I порядка		остевые II порядка		пух	
	lim	$M \pm m$	lim	$M \pm m$	lim	$M \pm m$	lim	$M \pm m$
Зубр самка, июль 1974 г.								
Загривок	46–67	67 *	36–40	39±0,7	24–28	25±0,6	23–29	26±0,8
Крестец	49–65	56±2,7	40–49	44±1,5	36–41	39±0,9	24–33	27±1,1
Бок тела	26–33	29±1,0	26–30	28±0,6	12–13	12,35±2,4	10–12	11±0,3
Брюхо	25–47	36±3,4	19–27	23±0,9	—	—	17–33	29±0,6
Зубр самец, январь 1975 г.								
Загривок	61–71	67±3	63±86	79±3	68–80	74±2,2	39–43	40±1,1
Крестец	69–82	72±2,6	63±84	78±4,1	36–38	37±0,7	31–41	35±1,9
Бок тела	38–48	41±1,6	28–37	32±0,7	30–36	33±0,8	30–34	33±0,5
Брюхо	52–76 оборв	76 *	53–57	56±1,1	48–56	51±1,3	37–52	42±2,2
Бизон самец, Приокско-Террасный заповедник, сентябрь 1974 г.								
Загривок	59–102	102 *	58–85	85 *	—	—	62–75	67±2,1

* Максимальная длина.

Корни волос снабжены мышцами, поднимающими волосы, проходящими наискось от верхних отделов корня одного волоса к нижним отделам другого, расположенного впереди первого (см. рис. 48). Толщина мышц больше в коже туловища, чем в коже конечностей (табл. 3 и 4).

Волосы зубров разделяются на три категории: слегка изогнутые, направляющие, слабоизвитые — остевые и сильноизвитые — пуховые (рис. 58). Остевые волосы разделяются на два размерных порядка. Статистическая обработка показала достоверность существования этих двух порядков. Длина остевых первого порядка и направляющих волос примерно одинакова, остевые второго порядка и пуховые значительно короче их (табл. 5). Толщина волос, как правило, убывает в ряду категорий волос: направляющие — остевые — пуховые (табл. 6). Направляющие волосы встречаются редко; пуховые — наиболее многочисленная категория (табл. 7). Волосы растут поодиночке, не образуя ни пучков, ни групп (рис. 59). Направляющие и пуховые волосы имеют примерно одинаковую толщину на всем протяжении (несколько утончаясь к вершине и основанию). Верхняя четверть стержня остевого волоса слегка расширена в небольшую гранну. Поперечник направляющих, пуховых и нижней части стержня остевых волос имеет округлую форму (рис. 60). Гранна остевого волоса слегка уплощена и в поперечнике овальна. Направляющие

Таблица 6. **Толщина волос и сердцевины в наиболее широкой части стержня волоса (в мкм) (n=10)**
Зубр самка, июль 1974 г.

Проба		Категории и порядки волос							
		направляющие		остевые I порядка		остевые II порядка		пуховые	
		lim	M±m	lim	M±m	lim	M±m	lim	M±m
Загривок	Волос	95–123	116±8,1	67–112	97±6,6	67–78	74±2,3	50–62	58±1,6
	Сердцевина	50–67	63±3,9	34–84	52±2,9	22–39	27±2,5	22–28	26±1,1
Крестец	Волос	129–140	132±4,5	129–140	131±3,7	84–112	92±4,0	44,8–50,4	45±0,7
	Сердцевина	78–95	59±2,3	84–112	197±4,3	45–78	57±5,5	16,8–22,4	17±0,7
Бок тела	Волос	95–112	105±3,0	61–78	68±1,9	67–101	80±4,7	22–45	34±3,8
	Сердцевина	56–73	66±1,4	17–50	41±4,5	45–62	52±4,5	11	11±0
Брюхо	Волос	106–118	110±1,7	84–101	90±2,6	–	–	78–84	82±1,3
	Сердцевина	45–67	58±2,7	45–62	52±2,1	–	–	50–62	52±6,0
Зубр самец, январь 1975 г.									
Загривок	Волос	129–140	127±8,1	90–112	93±3,4	56–62	59±1,2	34–50	38±3,0
	Сердцевина	56–84	69±4,0	34–67	46±5,0	17–28	18,7±1,9	Участки прерывистой сердцевины	
Крестец	Волос	129–140	131±3,1	67–112	88±6,3	39–56	47±4,9	39–50	46±1,9
	Сердцевина	62–78	74±2,6	17–67	33±8,9	11	11±0	6–11	10±1,1
Бок тела	Волос	84–129	108±6,0	73–101	85±4,4	62–84	69±3,1	39–50	45±1,3
	Сердцевина	28–72	50±6,1	17–39	27±2,2	17–28	19±1,3	11	11±0
Брюхо	Волос	112–157	126±8,2	90–106	98±2,9	62–73	66±1,7	39–45	43±2,8
	Сердцевина	50–106	70±9,9	17–39	23±2,3	11, участки прерывистой сердцевины		Участки прерывистой сердцевины	
Бизон самец, Приокско-Террасный заповедник, сентябрь 1974 г.									
Холка	Волос	123,2	123,2±0	84–123	99±5,5	–	–	39–50	41±1,8
	Сердцевина	11–22	16,8±2,9	39–67	55±4,3	–	–	11, прерывистая сердцевина	

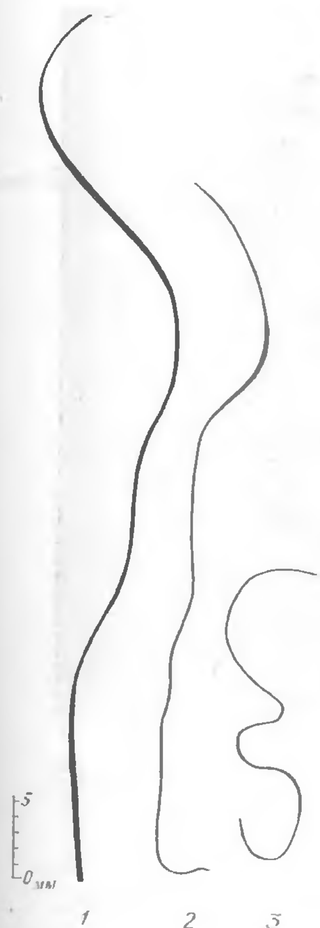


Рис. 58. Волосы зубра: направляющий (1), остевой (2) и пуховой (3)

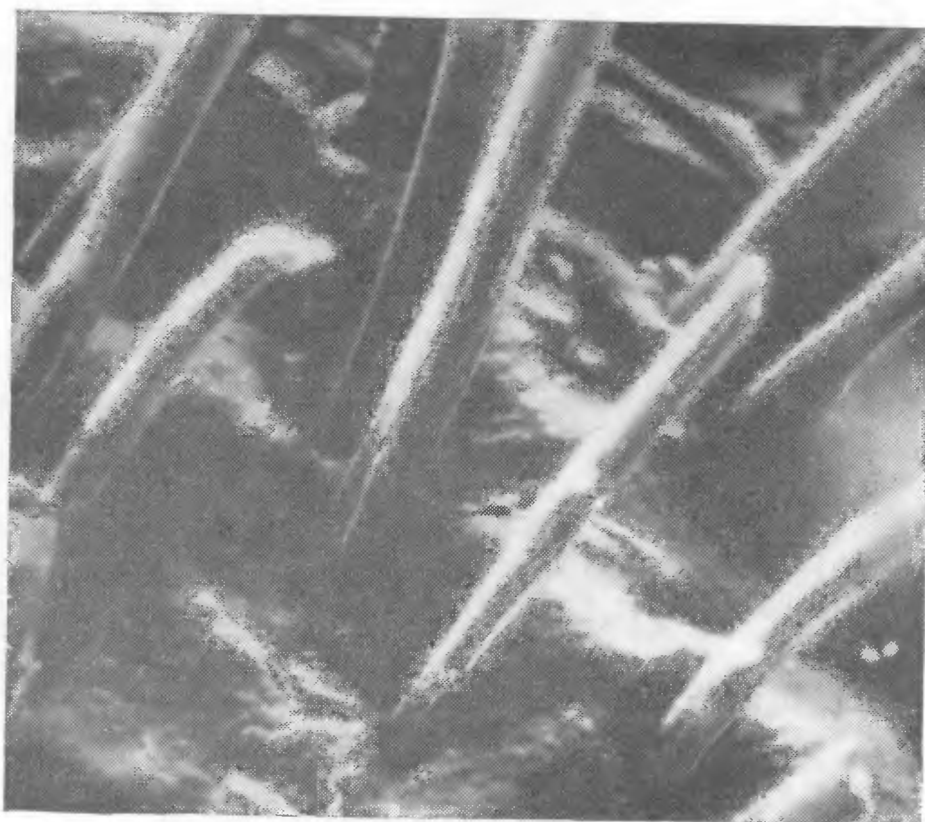


Рис. 59. Поодиночное расположение волос в коже загривка самца зубра (июль)

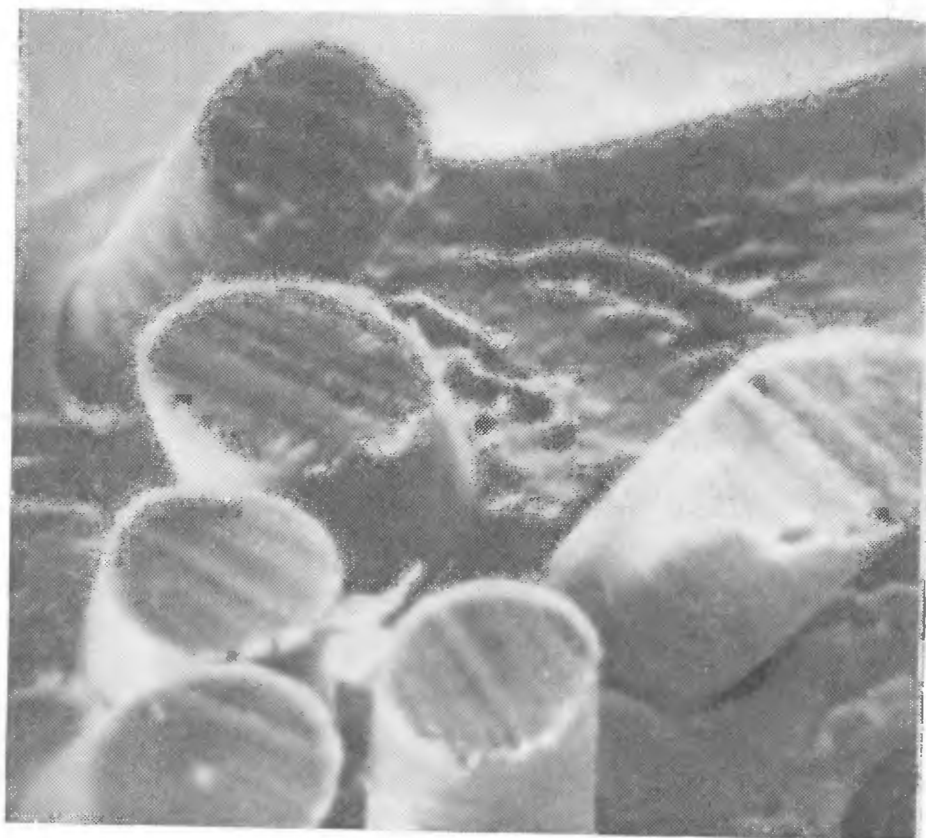


Рис. 60. Поперечное сечение оснований остевых и пуховых волос зубра

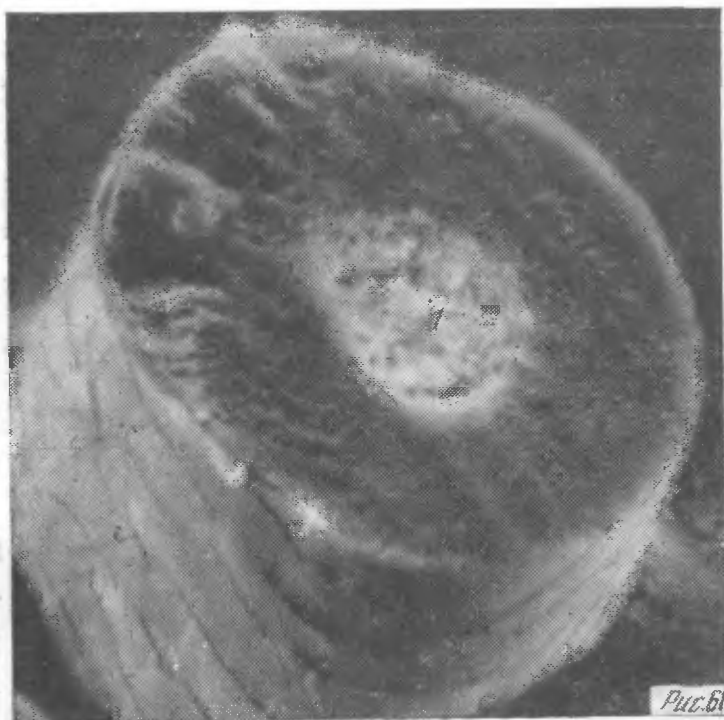
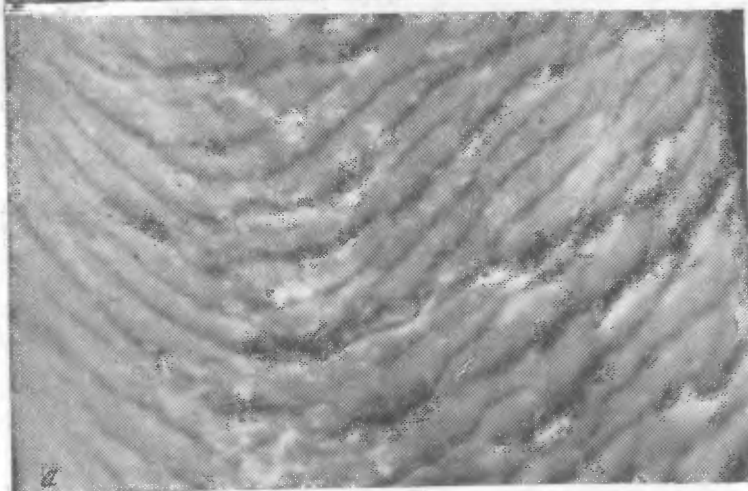




Рис. 61. Сердцевина (1) стержня остевого волоса зубра

Рис. 62. Кутикула пухового волоса зубра



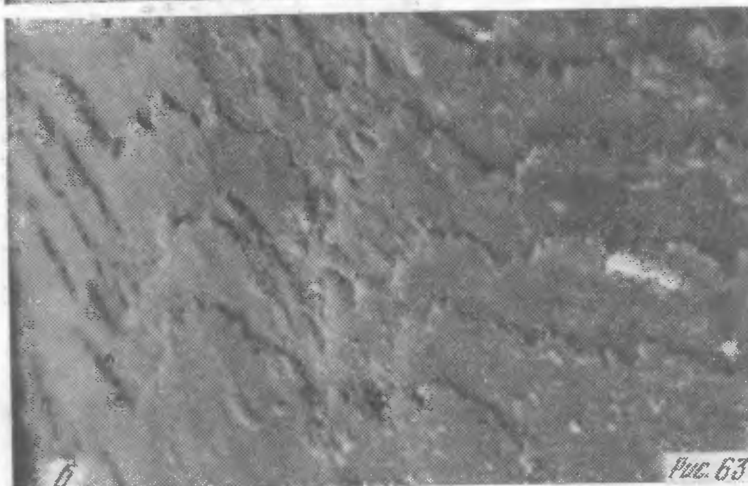


Рис. 63. Кутикула прикорневой части (а) и гранны (б) остевого волоса зубра

Таблица 7. Густота волос у самцов зубров зимой и летом (по одному животному)

Проба	Волосы	Количество волос на 1 см² поверхности кожи	Проба	Волосы	Количество волос на 1 см² поверхности кожи
	Зима			Лето	
Загривок	Остевые	500	Загривок	Остевые	416
	Пуховые	1750		Пуховые	666
Грудь	Остевые	416	Грудь	Остевые	333
	Пуховые	1166		Пуховые	250

Таблица 8. Отношение наибольшей высоты кутикулярных клеток к ширине остевого волоса на загривке

Вид	Высота клеток, мкм ($n=30$)	Ширина волоса, мкм ($n=10$)	Отношение высоты клеток к ширине волоса
Бизон (Приокско-Террасный заповедник)	17	112	1 : 6,5
Зубр (Хоперский заповедник)	15	100	1 : 6,6
Зубр (Кавказский заповедник)	15	106	1 : 6,7
Зубр (Беловежская пуща)	13	77	1 : 5,8
Зубр (Беловежская пуща)	15	93	1 : 6,1

Таблица 9. Сумма диаметров (средняя, в мм) потовых желез, измеренных на уровне волосяных луковиц на протяжении 1 см препарата у самцов зубров

Проба	Зима (n=4)	Лето (n=3)	Проба	Зима (n=4)	Лето (n=3)
Загривок	1,0	2,17	Брюхо под крестцом	3,37	5,62
Середина спины	0,99	1,60	Локоть	1,91	2,18 *
Крестец	1,23	1,94	Запястье	1,82 **	2,08 *
Бок под загривком	1,43	2,23	У копыта передней ноги	0,39 **	—
Середина бока тела *	0,41	2,46			
Бок тела под крестцом	1,00	2,05	Колено	1,15 **	2,24
			Пятка	1,25 **	2,01
Грудь	1,58	2,21	У копыта задней ноги	0,39 **	—
Середина брюха	2,12	2,13			

* Среднее по 2 экз. ** Среднее по 3 экз.

Таблица 10. Промеры кожи взрослого самца бизона, добытого в сентябре 1974 г. в Приокско-Террасном заповеднике.

Проба	Толщина						Диаметр секреторных отделов потовых желез, мкм	Размер сальных желез, мкм	Диаметр мышц, поднимающих волосы, мкм
	кожи, мм	эпидермиса, мкм	рогового слоя, мкм	дермы, мм	сосочкового слоя, мм	сетчатого слоя, мм			
Бок под загривком	3,7	218	11	3,5	1,1	2,4	112	—	39
Середина шеи сверху	8,2	179	11	8,0	1,5	6,5	151	165×84	45
Середина шеи сбоку	8	224	11	7,8	2,3	5.5	162	—	56
Середина шеи снизу	6	224	11	5,8	2,4	3,4	176	123×60	—
Загривок	7	268	11	6,7	3,8	2,9	179	129×78	78
Середина спины	6,4	240	11	6,2	2,5	3,7	139	159×45	43
Крестец	6	198	11	5,8	1,8	4,0	138	123×90	56
Бок под крестцом	9,2	391	22	8,9	4,0	4,9	160	—	56
Грудь	7	106	11	4,9	2,2	2,7	149	358×82	40
Середина брюха	8	134	11	7,9	2,2	5,7	123	378×110	25
Брюхо под крестцом	3,2	81	11	3,1	1,5	1,6	134	325×146	22
Лоб между рогами	12	327	19	11,7	5,9	5,8	196	—	90
Локоть	5,4	78	11	5,3	1,7	3,6	155	112×56	—
Запястье	5	192	37	4,8	2,5	2,3	129	235×70	45
Снаружи у переднего копыта	3,5	146	17,8	3,3	2,1	1,2	90	367×120	39
Колено	7	97	11	6,9	1,8	5,1	134	242×90	34
Пятка	4	132	16	3,9	2,4	1,5	157	335×952	67

и остевые волосы зубров имеют сердцевину, которая в границе остевого волоса может занимать от $^1/_2$ до $^1/_6$ толщины волоса (рис. 61). У пуховых волос сердцевина развита слабо, прерывистая или отсутствует. Кутикула направляющих, остевых и пуховых волос некольцевидной формы (рис. 62). Наружный край кутикулярных чешуй прикорневой части остевого волоса ровный (рис. 63, *а*), наружный край гранны имеет мелкие зазубрины (рис. 63, *б*).

Кутикулярные клетки волос зубров, добытых на Хопре и Кавказе, по своим очертаниям и относительным размерам в общем сходны с таковыми чистопородных зубров из Беловежской пущи (экземпляры из Зоологического музея МГУ и Кафедры зоологии Сельскохозяйственной академии им. К. А. Тимирязева) (табл. 8).

Сезонная изменчивость кожи зубров выражена слабо. В зимнее время эпидермис несколько толще, чем летом, главным образом за счет более сильного развития рогового слоя. Относительная толщина последнего (в % к толщине эпидермиса) зимой составляет на туловище 41—67%, на ко-

нечностях 36—82%, а летом соответственно 11—35% и 14—30%. Сальные железы у летних зубров немного крупнее, чем у зимних. Потовые железы в летнее время развиты сильнее и имеют более извитые секреторные отделы. Сумма диаметров секреторных отделов потовых желез, измеренных на уровне волосяных луковиц, на протяжении 1 см препарата у летних зубров значительно превышает таковую зимних зверей (см. табл. 9). Волосяной покров обладает сильной сезонной изменчивостью. Длина остевых и особенно пуховых волос зимой значительно увеличивается (см. табл. 5) и резко возрастает густота (пуховых в 2,6—4,6 раза) (см. табл. 7). Толщина волос по сезонам практически остается без изменения.

Кожа бизона (для сравнения была взята кожа самца бизона, застреленного в Приокско-Террасном заповеднике в сентябре 1974 г.) по своей структуре и промерам сходна с кожей зубров (табл. 10).

Форма кутикулярных клеток остевых волос и их относительные размеры у бизона (экземпляр Зоологического музея МГУ) практически не отличаются от формы и размеров кутикулярных клеток зубров (см. табл. 6).

Глава вторая

Посткраниальный скелет

Строение посткраниального скелета зубров интересовало многих исследователей. Краткие упоминания о скелете зубра имеются у Бюффона и Кювье [Buffon, 1754; Cuvier, 1825], однако первым описанием скелета современного зубра была известная работа Л. Боянуса «De uro nostrate eiusque sceleto commentatio» [Bojanus, 1827, польск, переизд. 1965]. Боянус описал скелет зубра в сравнении со скелетом вымершего тура (Bos primigenius) и современного домашнего быка. Лишь в 1876 г. появляется работа американского зоолога Аллена (Allen, 1876), которая касалась некоторых частей посткраниального скелета современного зубра и степного бизона. В 30-х годах нашего века появляются отдельные работы в основном польских и немецких авторов, посвященные описанию отдельных костей скелета зубра, а также отличиям его от домашнего быка [Koch, 1932, 1934/1935; Janicki, 1938]. Работы, Коха и Яницкого касаются возрастных изменений посткраниального скелета зубра. Позднее также появилось несколько работ с описаниями скелетов зубра либо отдельных его костей в сравнении с другими представителями рода, либо с представителями рода Bos [Millot, 1945; Jusko, 1953; Luttschwager, 1950; Бибикова, 1958; Громова, 1950, 1960; Roskosz, 1962; Empel, Roskosz, 1963; Соколов, 1971; Решетов, 1974]. В начале XX в. вышли небольшие описания скелетов ископаемого Bison priscus Boj. Сибири [Pavlowa, 1907; Макаревский, 1910]. Различиям в строении посткраниального скелета ископаемого Bison priscus и Bos primigenium посвящены работы И. Д. Черского [1891], М. В. Павловой [1907, Pavlowa, 1925], Хильцхаймера [Hilzheimar, 1909], Леманн [Lehmann, 1949], Зигфрида [Siegfried, 1961] и Шруц [Schertz, 1936a, b].

В настоящем разделе мы не стремимся дать подробное анатомическое описание отдельных костей скелета зубра, оно выполнено в виде иллюстративного материала с подробными комментариями. Изображения идентичных костей для самцов и самок зубра даны с целью более полного представления о внешних различиях в посткраниальном скелете. Рассмотрим лишь некоторые наиболее существенные отличительные особенности скелета зубра. Материалом для написания раздела послужили коллекции по современным и ископаемым зубрам и бизонам из Зоологического института АН СССР, Палеонтологического института АН СССР, Геологического института АН СССР, Зоологического музея МГУ, Московской ветеринарной академии, а также краеведческих музеев городов Тюмени, Тобольска и Кирова. Всего было обработано 36 полных скелетов взрослых самцов и самок литовского зубра (Bison bonasus bonasus L.), 2 скелета кавказского зубра (Bison bonasus caucasicus Satunin), 6 скелетов взрослых самцов и самок американского степного бизона (Bison bi-

son bison L.), часть скелета канадского лесного бизона (Bison bison atabascus Roads), любезно присланного Скиннером, а также 2 скелета взрослых особей и ряд отдельных костей конечностей первобытного бизона (Bison priscus Boj.). Кровность экземпляров литовских зубров и американских степных бизонов, поступивших в коллекции в последнее время, проверялась по «Государственной племенной книге зубров и бизонов» [Заблоцкий, 1956].

Методика промеров, вычисления индексов и составление таблиц взята по работам В. И. Громовой [1963], В. И. Бибиковой [1950, 1958] и В. И. Цалкина [1951, 1958, 1962] с некоторыми сокращениями и изменениями.

Позвоночный столб (Columna vertebralis)

(рис. 64—72, табл. 1—3)

Шейный отдел (*pars cervicalis*). Шейный отдел зубра относительно короток и массивен. Позвонки крупные и мощные, с хорошо развитыми шероховатостями и сочленовными поверхностями, что связано с очень сильным развитием мускулатуры шеи. Шестой и в особенности седьмой позвонки обладают сильно удлиненными остистыми отростками. Позвонки ископаемого B. priscus Boj. крупнее и массивнее, соответственно наблюдается и большая длина остистых отростков. Значительная разница в длине остистых отростков шестого и седьмого позвонков наблюдается у современных зубров и американского степного бизона. Остистые отростки у бизона длиннее, чем у зубра, причем длина остистого отростка седьмого позвонка бизона в среднем в 2 раза превышает таковую у зубра (табл. 11).

Грудной отдел (*pars thoracalis*). Грудной отдел представлен 14 позвонками с чрезвычайно сильно развитыми остистыми отростками. Позвонки B. priscus Boj. в среднем более крупных размеров. Значительная разница наблюдается в длине и общей конституции остистых отростков позвонков зубра и бизона. Результаты измерений указывают на большую длину остистых отростков B. bison bison L., причем у бизона наиболее длинным оказался остистый отросток первого позвонка, а зубра второго, третьего (табл. 12). Остистые отростки у B. priscus Boj. также чрезвычайно велики, к сожалению, из-за фрагментарности имеющегося материала трудно в точности установить их действительные размеры. Однако на основании имеющихся данных (размеры и общая конституция фрагментов) можно предположить, что у B. priscus Boj. аналогично B. bonasus L. наиболее длинными являются остистые отростки второго и третьего позвонков. Очевидно, контуры спины B. priscus Boj. соответствовали таковым у B. bonasus L.

Поясничный отдел (*pars lumbalis*). Состоит из пяти позвонков. Отличий в строении позвонков современных представителей рода Bison не наблюдается. У первобытного бизона все позвонки крупные, а processi transversi много шире, чем у рецентных форм.

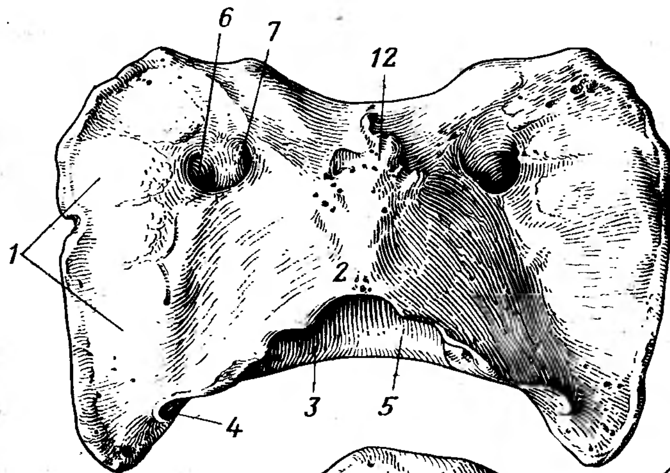
Рис. 64. Первый шейный позвонок (atlas) зубра

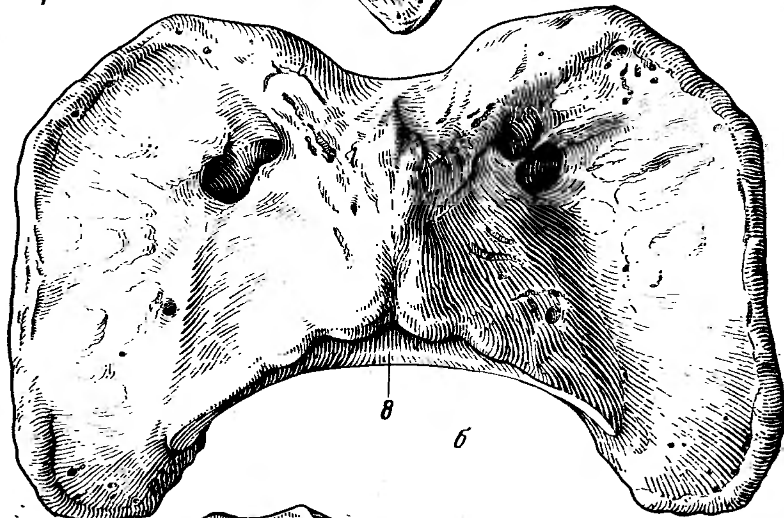
а — *б* — сверху;
в — *г* — снизу;
а, *в* — самка;
б, *г* — самец;
1 — ala atlantis (крыло атланта);
2 — arcus dorsalis (дорзальная дуга);
3 — arcus ventralis (вентральная дуга);
4 — facies articularis caudalis (каудальная суставная поверхность);
5 — facies articularis dentis s. fovea dentis (суставная поверхность для зубовидного отростка);
6 — foramen alare (крыловое отверстие);
7 — foramen intervertebrale s. for. vertebrale laterale (межпозвоночное отверстие);
8 — foramen vertebrale (позвоночное отверстие);
9 — fossa atlantis (крыловая ямка атланта);
10 — fovea articularis cranialis (краниальная суставная ямка);
11 — incisura cranialis arca dorsalis (краниальная вырезка дорзальной дуги);
12 — tuberculum dorsale (дорзальный бугорок);
13 — tuberculum ventrale (вентральный бугорок)

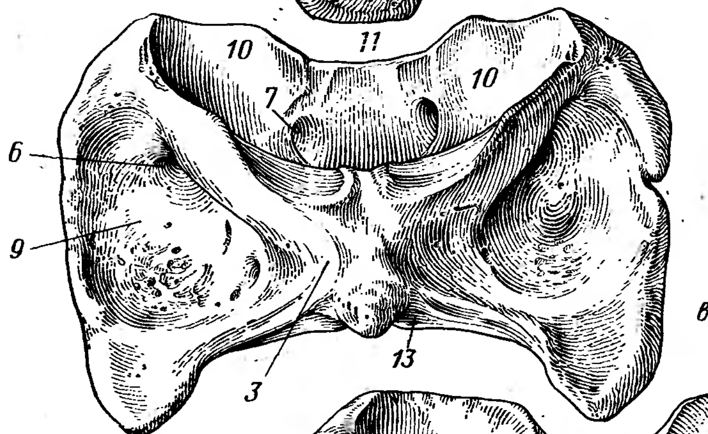
Крестец (*os sacrum*). Состоит из пяти сросшихся позвонков. По абсолютной и относительной длине B. bison bison L. обладает наиболее коротким крестцом. Os. sacrum B. priscus Boj. по абсолютной длине стоит на первом месте, но относительные размеры его приближаются к таковым у B. bonausus L. (табл. 13).

Хвостовой отдел (*pars caudalis*). Состоит из 14—18 позвонков. По абсолютной длине хвостовой отдел B. bonasus L. превосходит таковой у B. bison L. Длина его у B. bonasus L. составляет 56,0—64,0 см, а у B. bison L. 42,0—52,0 см [Allen, 1876]. Данные по размерам этого отдела у B. priscus Boj. отсутствуют из-за фрагментарности имеющегося материала.

Характеристика позвоночного столба в целом. Абсолютная длина туловищного отдела (грудной плюс поясничный и крестцовый отделы, вместе взятые) достигает наибольшей величины у B. piscus Boj. Lim=179,9—187,4 см. $n=2$; M 183,6 см); вероятно, возможны и еще более крупные размеры. У американского степного бизона длина туловищного отдела несколько превышает таковую у зубра. Она составляет: Lim 149,6—162,5 см ($n=4$); M 156,3 см у самцов и Lim 136,1—147,0 см ($n=2$); M 141,5 см у самок бизона и соответственно Lim=131,5—159,0 см ($n=26$); M 145,7 см у самцов и Lim 128,3—137,3 см ($n=10$); M 132,2 см у самок зубра. У бизона следует отметить более короткий крестец. Это подчеркивается большей длиной туловищного отдела. С другой стороны, обращают на себя внимание исключительно длинные остистые отростки шейных и грудных позвонков у бизона, что сочетается с иным контуром спины у него. Переход от грудного отдела к поясничному у B. bison L. осуществляется довольно плавно, а у B. priscus Boj. и у B. bonasus L.— в области 10—12-го грудных позвонков заметен резкий перепад, так что ниспадающая линия, идущая от самых длинных остистых отростков грудного отдела, как бы переламывается в этом месте и в поясничном отделе идет уже почти горизонтально. Эти отличия дают возможность рассматривать B. priscus Boj. и B. bonasus L. как более близкие формы, а B. bison L. как наиболее уклоняющуюся. Количество грудных, поясничных и крестцовых позвонков у всех представителей рода Bison одинаково: позвоночная


6
7
12
1
2
3
5
4


8
б


10
11
10
7
6
9
в
3
13

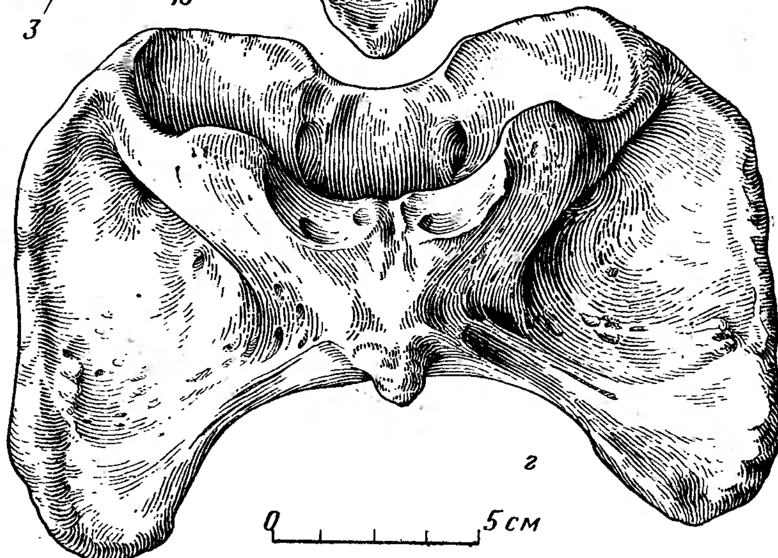

г
0
5 см

Рис. 65. Второй шейный позвонок (epistropheus s. axis) зубра

а, б — с левой стороны;
в, г — спереди;
а, в — самка;
б, г — самец
1 — crista epistrophei (гребень эпистрофея);
2 — crista ventralis (вентральный гребень);
3 — dens epistrophei (зубовидный отросток);
4 — facies articularis cranialis краниальная суставная поверхность);
5 — facies articularis caudalis (каудальная суставная поверхность);
6 — foramen intervertebrale s.f. vertebrale laterale (межпозвоночное отверстие);
7 — foramen transversarium (межпоперечное отверстие);
8 — incisura vertebralis cranialis (краниальная позвоночная вырезка);
9 — incisura vertebralis caudalis (каудальная позвоночная вырезка);
10 — processus articularis, caudalis (каудальный суставной отросток;
11 — processus transversus (поперечный отросток)

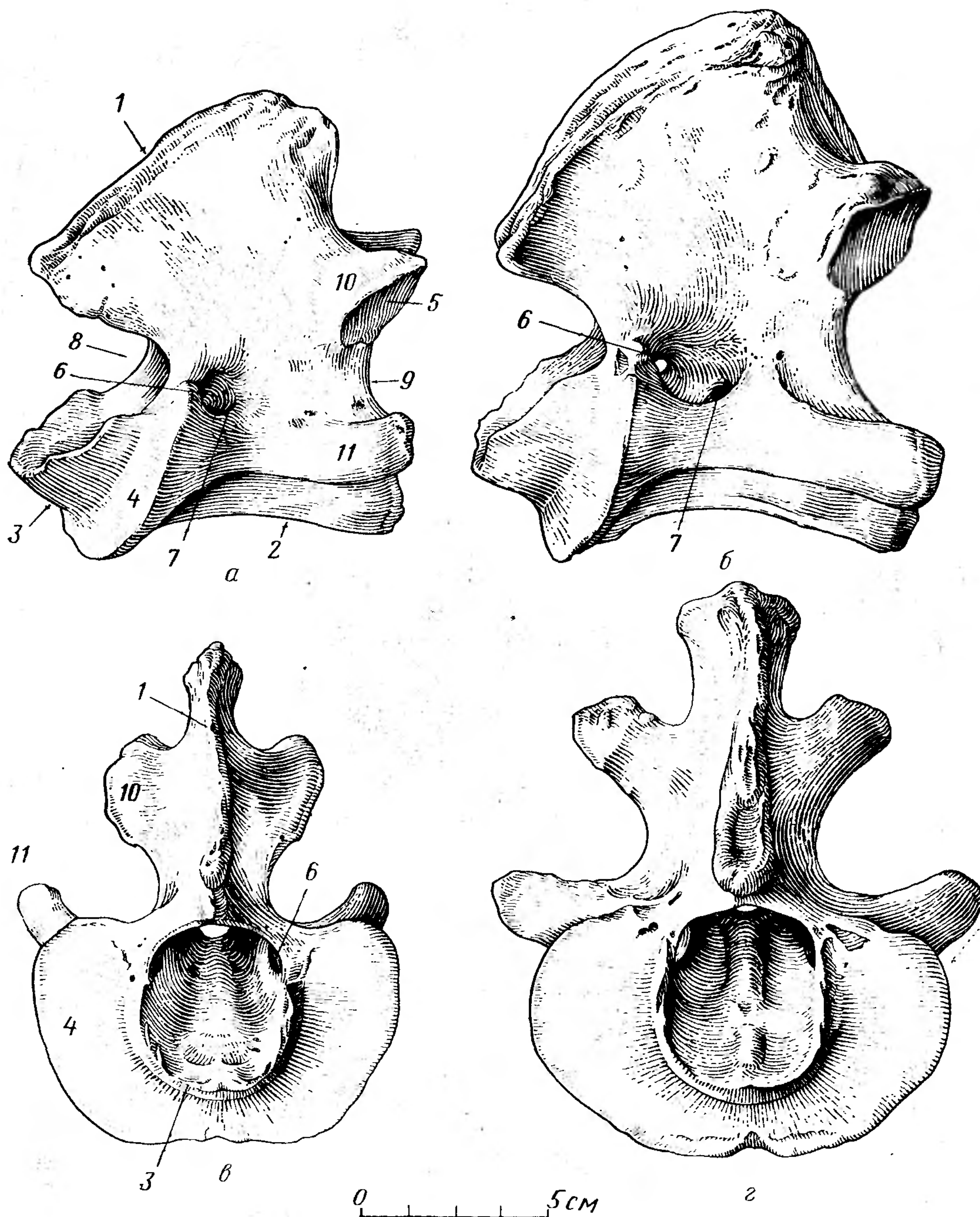
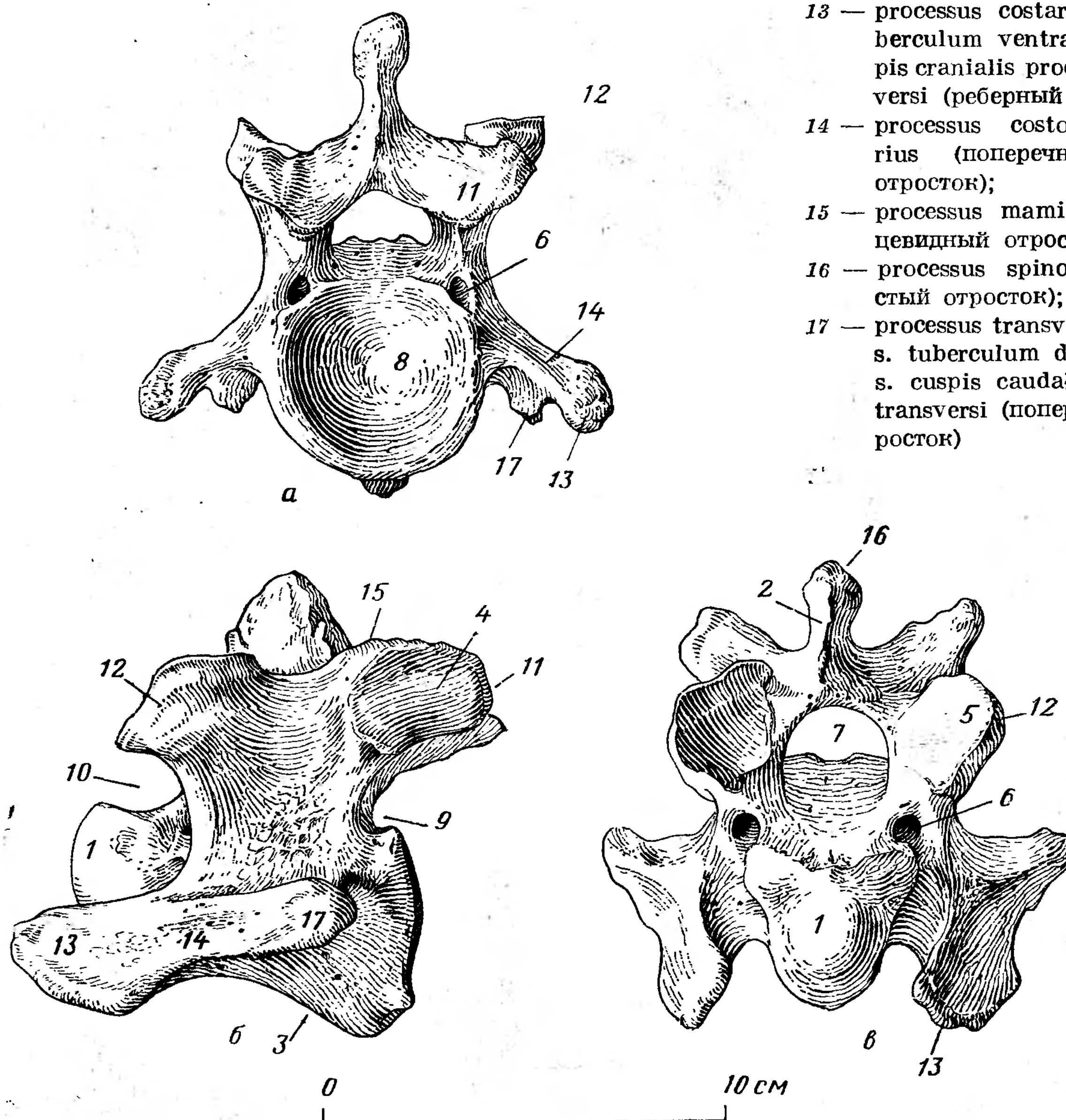


Рис. 66. Третий шейный позвонок зубра (самка)

а — сзади;
б — с левой стороны;
в — спереди;
1 — caput vertebrae (головка позвонка);
2 — crista dorsalis (дорзальный гребень);
3 — crista ventralis (вентральный гребень);
4 — facies articularis caudalis (каудальная суставная поверхность);
5 — facies articularis cranialis (краниальная суставная поверхность);
6 — foramen transversarium (межпоперечное отверстие);
7 — foramen vertebrale (позвоночное отверстие);
8 — fossa vertebrae s. facies terminalis caudalis (ямка позвонка);
9 — incisura vertebralis caudalis (каудальная позвоночная вырезка);
10 — incisura vertebralis cranialis (краниальная позвоночная вырезка);
11 — processus articularis caudalis (каудальный суставной отросток);
12 — processus articularis cranialis (краниальный суставной отросток);
13 — processus costarius, s. tuberculum ventrale, s. cuspis cranialis processi transversi (реберный отросток);
14 — processus costotransversarius (поперечнореберный отросток);
15 — processus mamillaris (сосцевидный отросток);
16 — processus spinosus (остистый отросток);
17 — processus transversus, s. tuberculum dorsale, s. cuspis caudalis processi transversi (поперечный отросток)



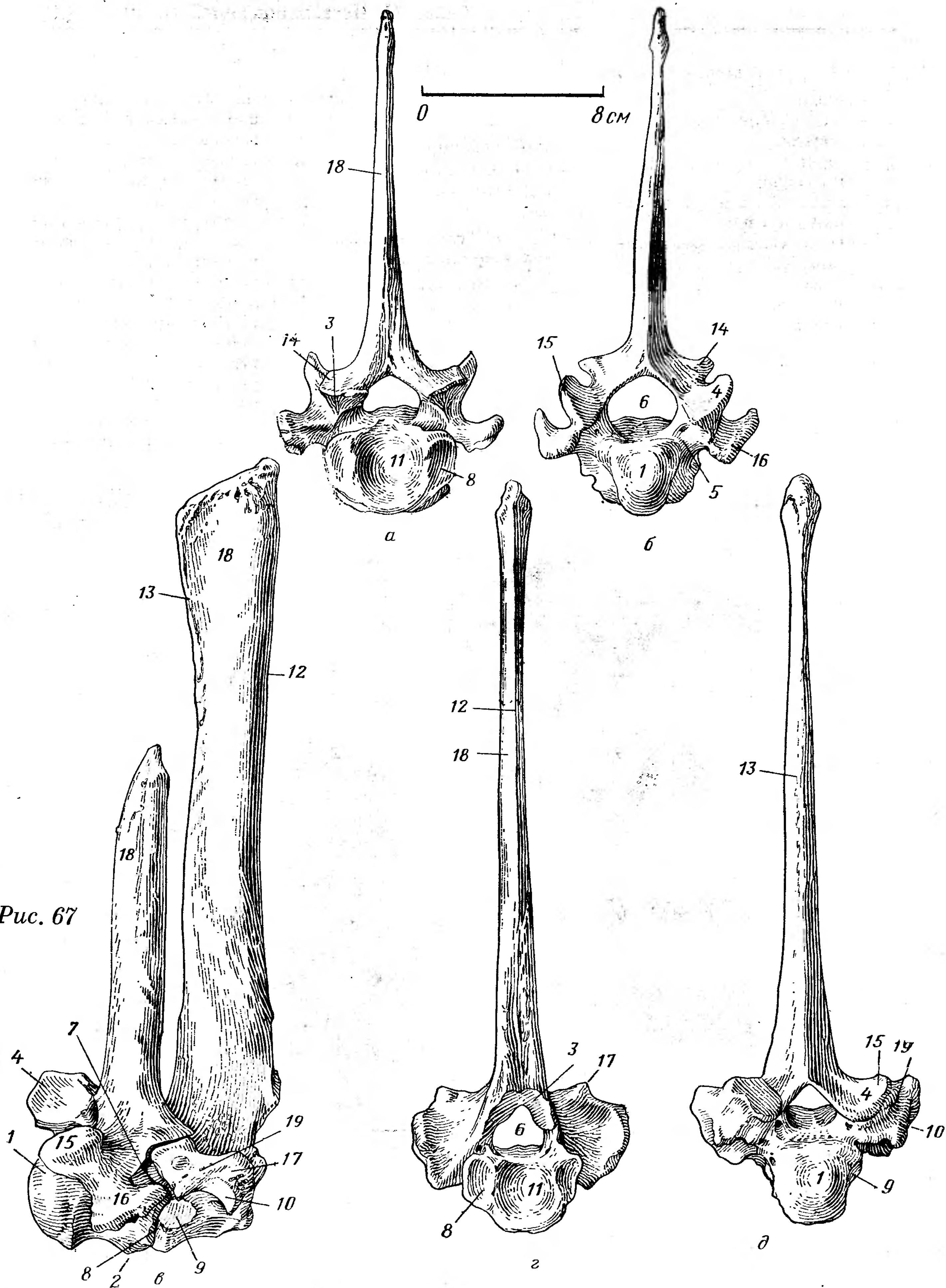

0
8 см
18
3
14
11
8
а
15
14
6
4
1
5
16
б
18
13
12
18
7
4
1
15
16
8
2
в
9
19
17
10
12
18
3
17
6
11
8
г
13
15
19
4
10
1
9
д

Рис. 67

Рис. 67. Последний (седьмой) шейный и первый грудной позвонки зубра (самка)

а, б — VIIc. сзади и спереди; *в* — VIIc. и Ith в сочленении с левой стороны; *г* — *д* — Ith. сзади и спереди; *1* — caput vertebrae (головка позвонка); *2* — crista ventralis (вентральный гребень); *3* — facies articularis caudalis (каудальная суставная поверхность); *4* — facies articularis cranialis (краниальная суставная поверхность); *5* — foramen transversarium (межпоперечное отверстие); *6* — foramen vertebrale (позвоночное отверстие); *7* — foramen vertebrale laterale (позвоночное латеральное отверстие); *8* — fovea costalis caudalis (каудальная реберная ямка); *9* — fovea costalis cranialis (краниальная реберная ямка); *10* — fovea costalis transversalis (поперечная реберная ямка); *11* — fossa vertebrae (ямка позвонка); *12* — margo caudalis processi spinosi (каудальный край остистого отростка); *13* — margo cranialis processi spinosi (краниальный край остистого отростка); *14* — processus articularis, caudalis (каудальный суставной отросток); *15* — processus articularis cranialis (краниальный суставной отросток); *16* — processus costotransversarius (поперечнореберный отросток); *17* — processus mamillaris (сосцевидный отросток); *18* — processus spinosus (остистый отросток); *19* — processus transversus (поперечный отросток)

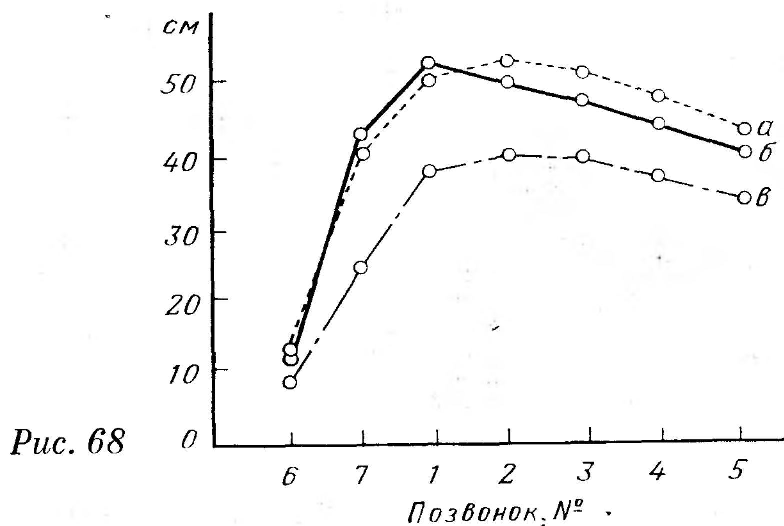
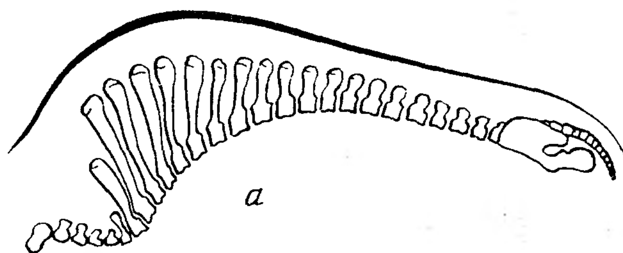
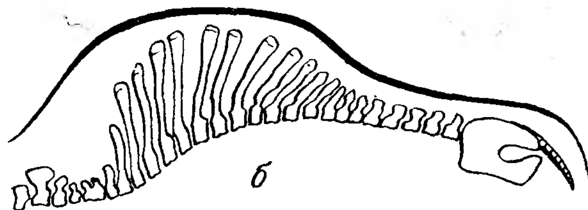


Рис. 68

Рис. 68. Размеры остистых отростков VI и VII шейных и I—V грудных позвонков

а — Bison priscus; *б* — B. bison; *в* — B. bonasus





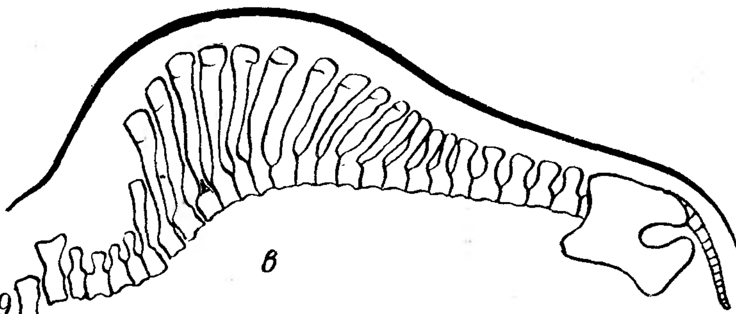


Рис. 69

Рис. 69. Контур спины и длина остистых отростков у различных представителей рода Bison

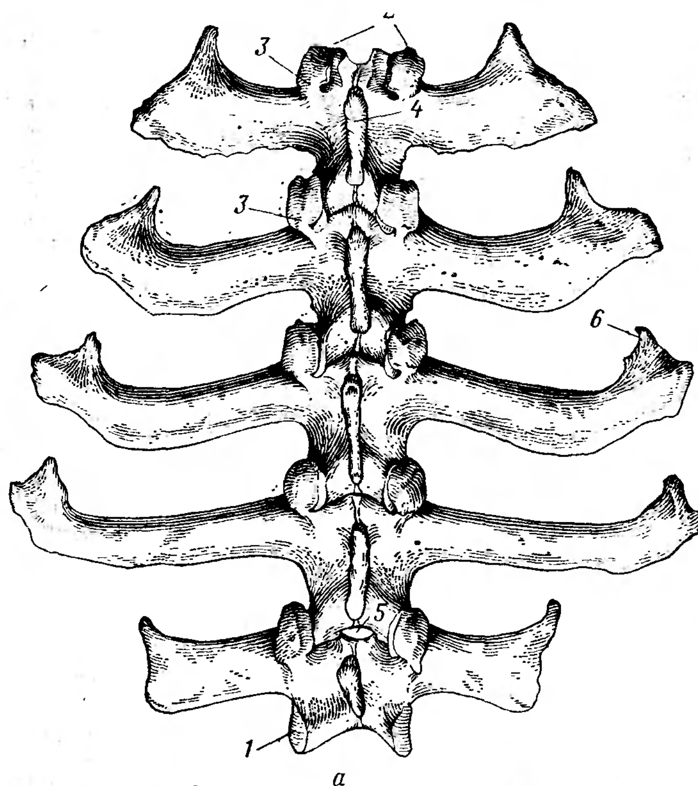
а — B. bison; *б* — B. bonasus; *в* — B. priscus

Таблица 11. Длина остистых отростков VI и VII шейных позвонков

Позвонок	B. bonasus bonasus L.				B. bonasus caucasicus Satunin		B. bison bison L.				B. priscus Boj.		
	Самцы		Самки		Самец	Самка	Самцы		Самки		Тюмень	Тобольск	Киров
	Lim (n=25)	M	Lim (n=8)	M	n=1	n=1	Lim (n=4)	M	Lim (n=2)	M	n=1	n=1	n=1
VI	6,0–10,4	8,1	4,3–6,7	5,2	6,3	4,9	10,4–11,9	11,0	7,2–7,2	7,2	10,0	11,6	10,7 (фрагм.)
VII	15,2–28,5	23,3	17,0–21,0	18,1	17,5	–	37,8–45,8	43,7	27,0–31,1	29,05	12,7 (?)	36,9	24,5 (фрагм.)

Таблица 12. Длина остистых отростков I–V грудных позвонков

Позвонок	B. bonasus bonasus L.				B. bonasus caucasicus Satunin		B. bison bison L.				B. priscus Boj.		
	Самцы		Самки		Самец	Самка	Самцы		Самки		Тюмень	Тобольск	Киров
	Lim (n=25)	M	Lim (n=9)	M	n=1	n=1	Lim (n=4)	M	Lim (n=2)	M			
I	31,2–41,5	37,5	28,0–32,8	30,5	33,9	30,5	45,8–57,7	52,1	35,0–41,5	38,2	40,9	46,5	49,9 (фрагм.)
II	33,6–44,0	39,4	29,0–33,9	31,4	37,5	–	44,5–55,0	50,6	34,7–41,1	37,9	49,0	–	–
III	33,3–43,0	38,3	28,4–32,8	30,5	36,6	–	41,0–52,3	47,8	35,5–38,6	37,0	–	–	–
IV	31,3–40,0	35,9	27,0–31,5	29,0	34,8	–	38,3–47,3	43,8	32,0–37,0	34,5	53,5	40,9	–
V	28,5–36,2	34,1	25,2–30,5	27,6	32,5	–	34,4–43,0	39,9	29,7–34,6	31,8	53,0	39,5	–



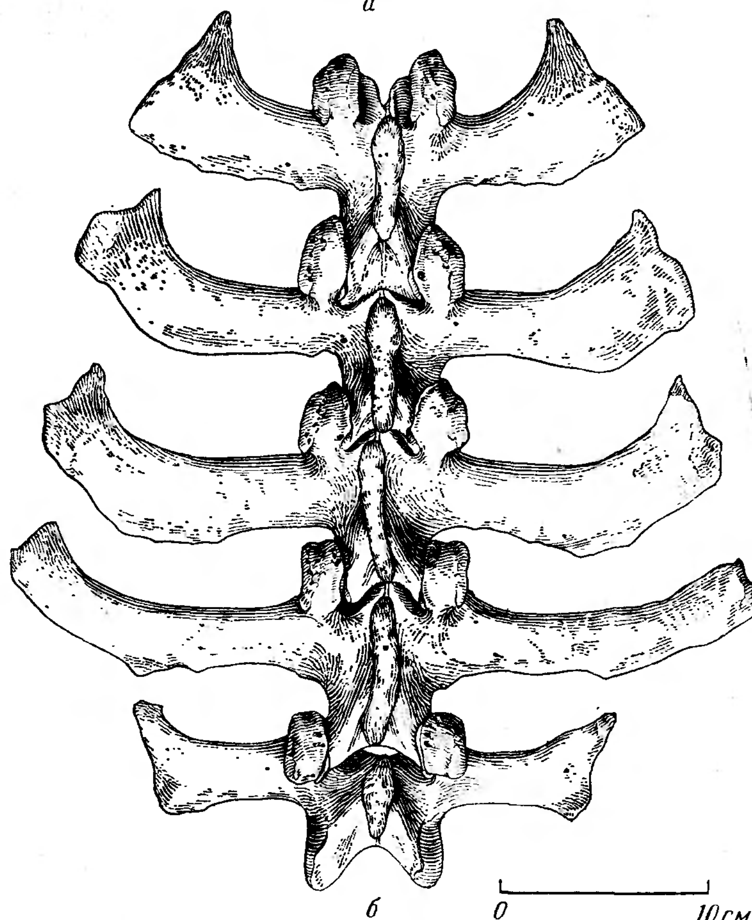


Рис. 70. Поясничные позвонки зубров, вид сверху

а — самка;
б — самец;
1 — processus articularis caudalis (каудальный суставной отросток);
2 — processus articularis cranialis (краниальный суставной отросток);
3 — processus mamillaris (сосцевидный отросток);
4 — processus spinosus (остистый отросток);
5 — spatium interarcuale (междужковое пространство);
6 — spina apofizei transverse

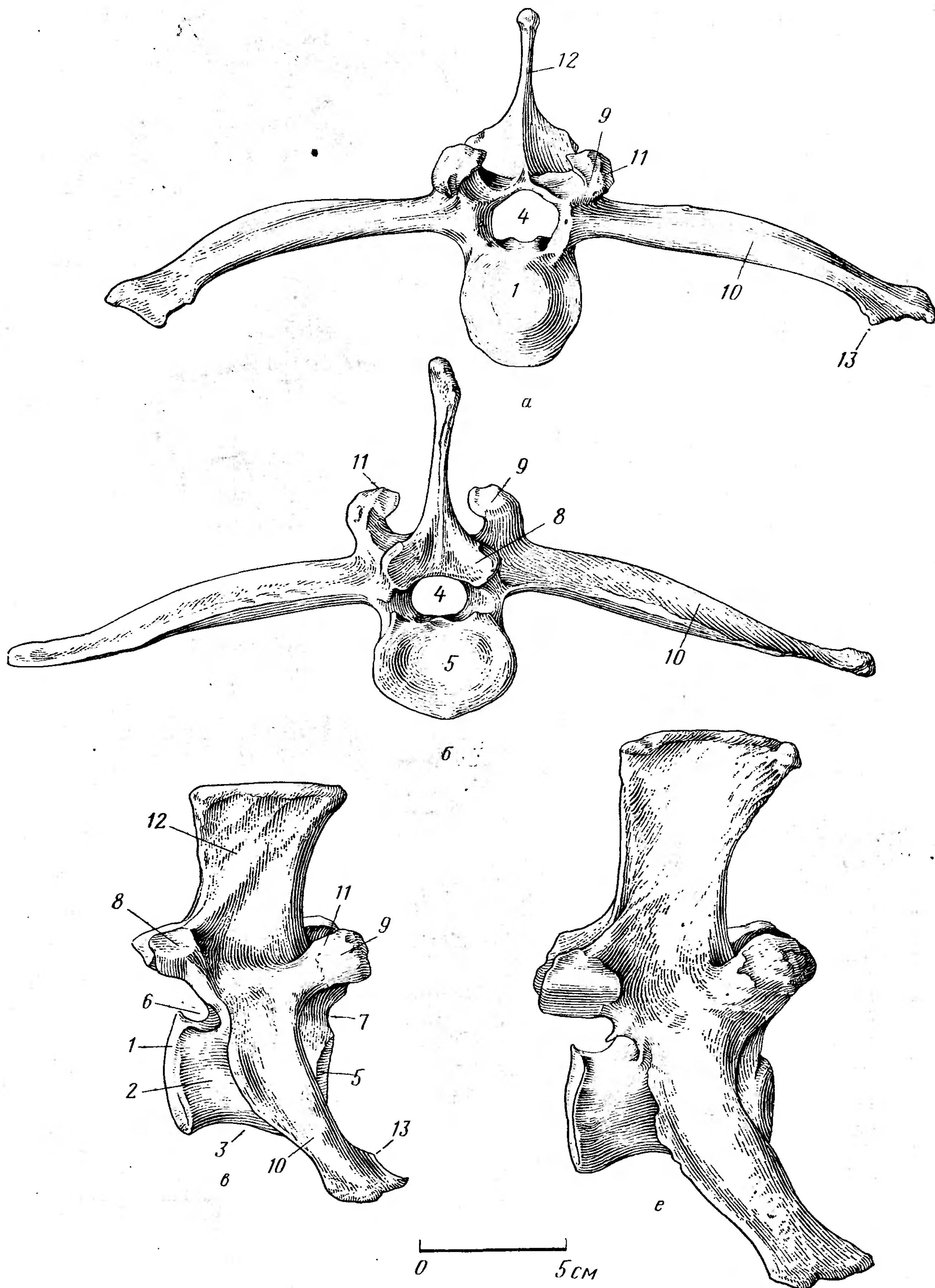
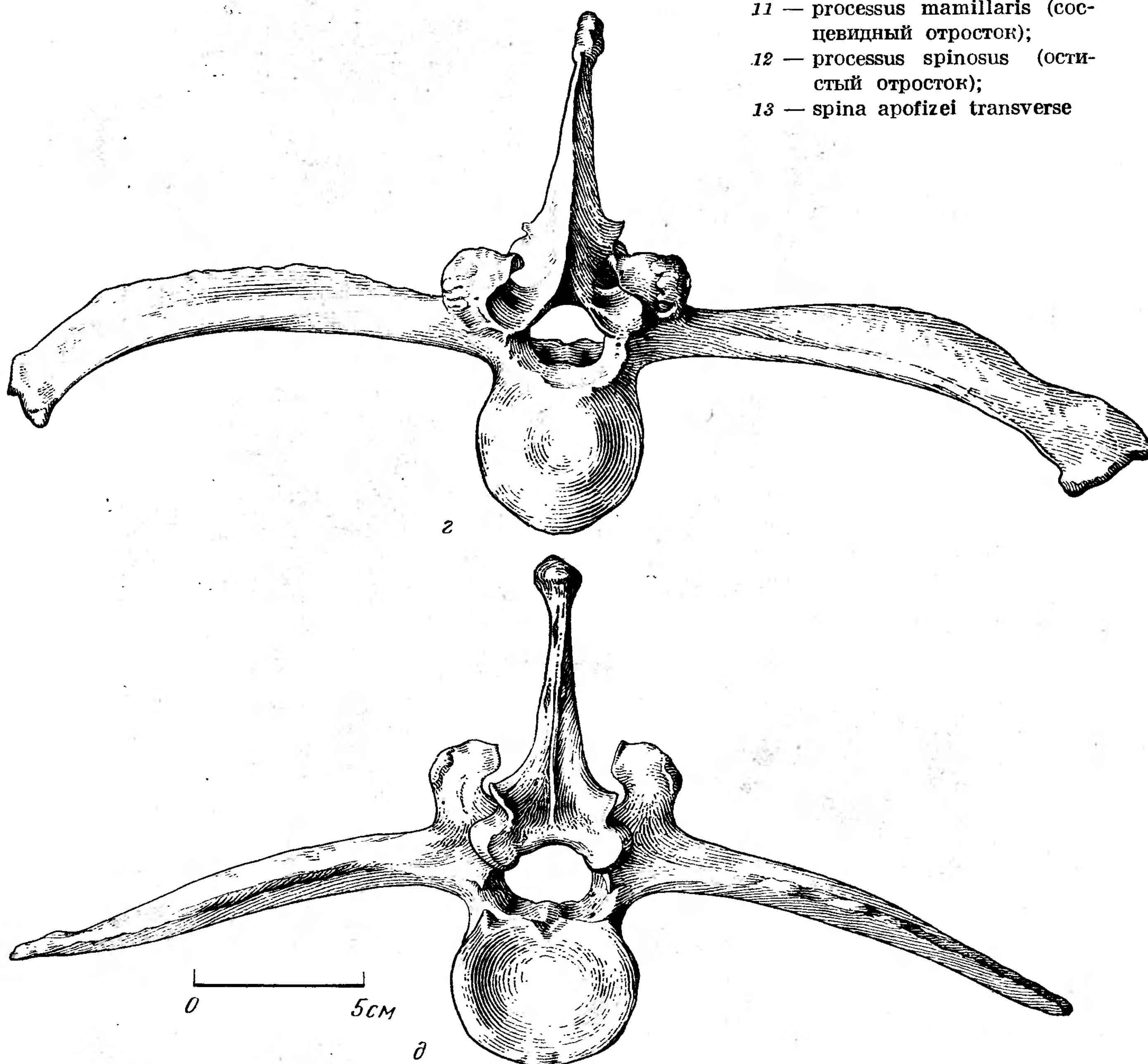
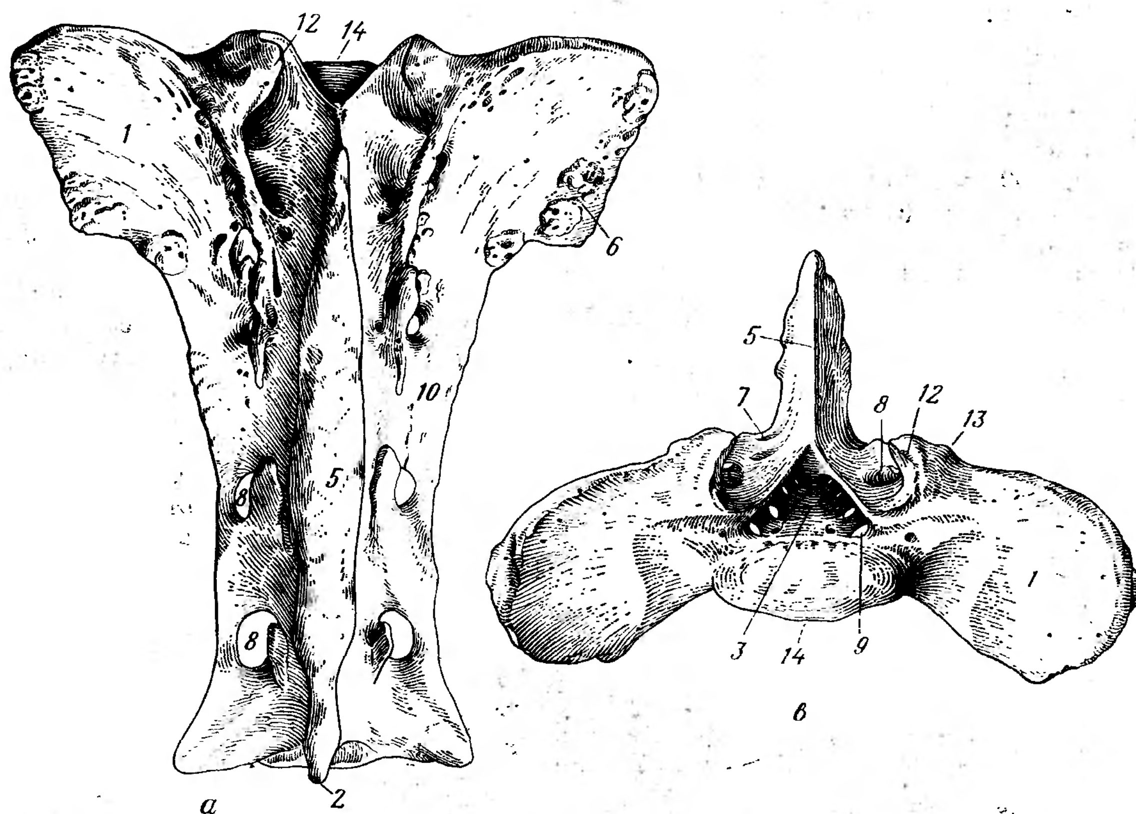

12
9
11
4
1
10
13
а
11
9
8
4
5
10
б
12
8
11
9
6
7
1
5
2
3
10
13
в
г
0
5 см

Рис. 71. Третий поясничный позвонок зубров

а — *в* — самка;
г — *е* — самец;
а, *г* — спереди;
б, *д* — сзади;
в, *е* — с правой стороны;
1 — caput vertebrae (головка позвонка);
2 — corpus vertebrae (тело позвонка);
3 — crista ventralis (вентральный гребень);
4 — foramen vertebrale (позвоночное отверстие);
5 — fossa vertebrae (ямка позвонка);
6 — incisura vertebralis caudalis (каудальная позвоночная вырезка);
7 — incisura vertebralis cranialis (краниальная позвоночная вырезка);
8 — processus articularis caudalis (каудальный суставной отросток);
9 — processus articularis cranialis (краниальный суставной отросток);
10 — processus costotransversus (поперечнореберный отросток);
11 — processus mamillaris (сосцевидный отросток);
12 — processus spinosus (остистый отросток);
13 — spina apofizei transverse




12
14
1
6
5
7
8
12
13
10
5
8
8
1
3
14
9
2
а
в

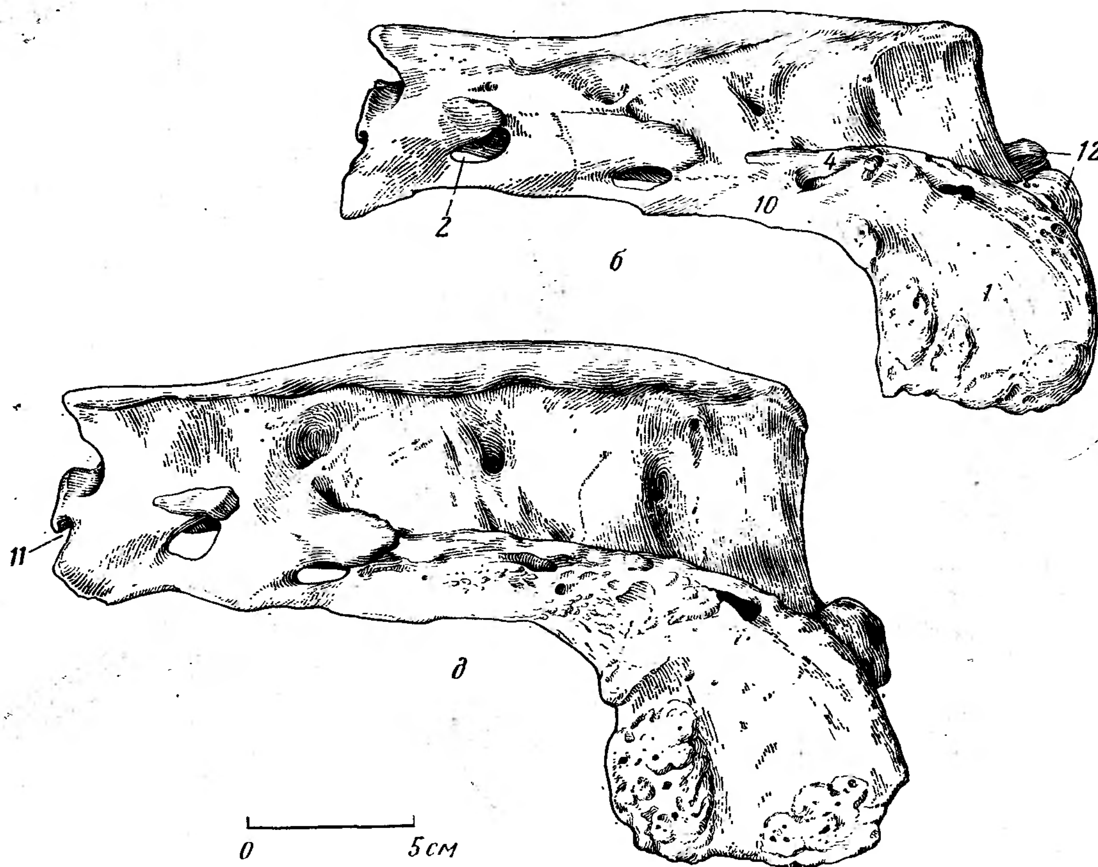
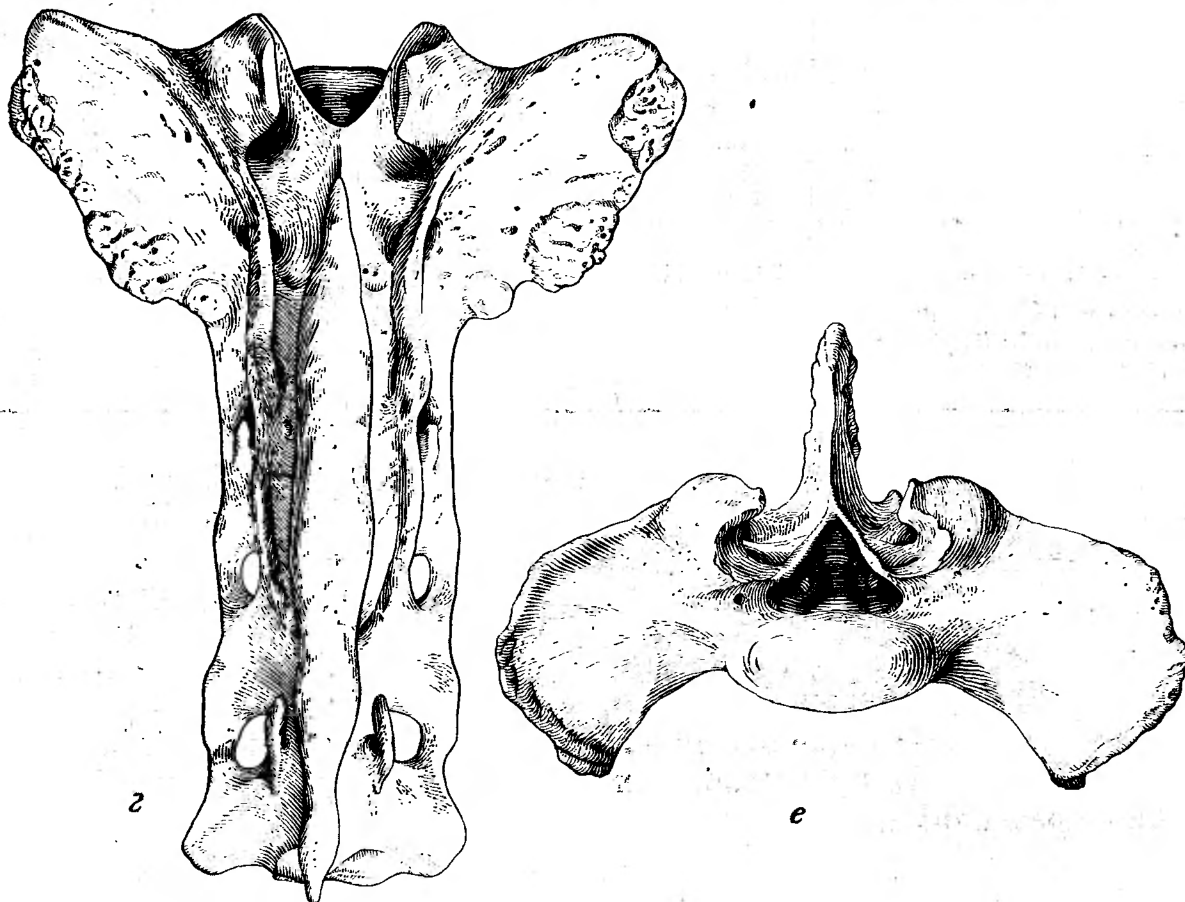

12
4
2
10
б
1
11
д
0
5 см

Рис. 72. Крестец (os sacrum) зубров

а — в — самка;
г — е — самец;
а, г — сверху;
б, д — с правой стороны;
в, е — спереди;
1 — ala sacralis (крыло крестцовой кости);
2 — apex ossis sacri (вершина крестцовой кости);
3 — canalis sacralis (крестцовый канал);
4 — crista sacralis lateralis, s. articularis (боковой крестцовый гребень);
5 — crista sacralis media (средний крестцовый гребень);
6 — facies auricularis (ушковидная поверхность);
7 — foramen interarcuale (междужковое отверстие);
8 — foramen sacrale dorsale (дорзальное крестцовое отверстие);
9 — foramen sacrale ventrale (вентральное крестцовое отверстие);
10 — pars lateralis ossis sacri (боковая часть крестцовой кости);
11 — processus articularis caudalis (каудальный суставной отросток);
12 — processus articularis cranialis (краниальный суставной отросток);
13 — processus mamillaris (сосцевидный отросток);
14 — promontorium ossis sacri (мыс крестцовой кости)



формула C 7, Th 14, L 5, S 5, Ca 14—18. В отдельных случаях могут быть изменения в числе поясничных и крестцовых позвонков (на 1 позвонок больше или меньше). Однако при этом имеет место срастание позвонков предыдущего отдела и общее их число не изменяется.

Грудная клетка (*thorax*) (рис. 73, 74). У B. bonasus L., как и у B. bison, по 14 ребер. Очевидно, такое же количество было и у B. priscus Boj.

Таблица 13. Абсолютная и относительная длина крестца (sacrum) у различных форм рода Bison

	B. bonasus bonasus L.			
	Самцы		Самки	
	Lim (n=26)	M	Lim (n=10)	M
Длина крестца, см	24,5–28,0	26,4	22,3–26,3	24,0
Отношение длины крестца к длине туловищного отдела позвоночника, %		17,8		18,1

	B. bison bison L.				B. priscus Boj. (короткорогая форма)	
	Самцы		Самки		Самцы	
	Lim (n=4)	M	Lim (n=2)	M	Lim (n=2)	M
Длина крестца, см	22,1–25,3	23,1	22,9–23,9	23,4	31,0–31,4	31,2
Отношение длины крестца к длине туловищного отдела позвоночника, %		15,1		16,5		17,0

(материал хранится в краеведческом музее г. Кирова). Указание на то, что будто бы у американского степного бизона имеется 15 пар ребер [Cuvier, 1825; Заблоцкий, 1968] ошибочно. Ребра B. bison L. имеют несколько бо́льшую кривизну, чем у B. bonasus L., что придает грудной клетке бизона бочкообразную форму. Соответственно грудная клетка зубра более уплощена. За показатель кривизны ребра брали отношение его длины по дуге к длине по хорде.

Получены следующие отношения для 5—10-го ребер: B. bison L. 0,86—0,91; B. bonasus L. 0,90—0,96. Sternum по строению и размерам практически не различима.

Плечевой пояс и передние конечности

Лопатка (*scapula*) (рис. 75, 76). У зубра лопатка имеет форму высокого равнобедренного треугольника с краниальным и каудальным краями, расходящимися под углом около 30° (Бибикова, 1958). У B. priscus она несколько крупнее, чем у современных форм. У современного степного бизона лопатка несколько шире, чем у зубра. Лопаточная ость (spinae

Таблица 14. Размеры и пропорции плечевой кости (humerus) у различных форм рода Bison

Измерения и индексы	B. bonasus bonasus L.				B. bonasus caucasicus Satunin	
	Самцы		Самки		Самец	Самка
	Lim (n=26)	M	Lim (n=10)	M	n=1	n=1
Наибольшая длина плеча, см	32,7–37,0	34,9	30,1–31,8	31,4	32,5	30,0
Отношение к длине плеча, %						
его проксимальной ширины	30,9–38,8	34,9	34,1–37,0	35,6	37,6	37,7
его проксимального поперечника	32,0–40,0	36,2	35,2–37,9	36,4	40,3	39,3
наименьшей ширины диафаза	12,0–14,6	13,5	11,4–12,9	12,1	14,2	13,3
его дистальной ширины	22,7–28,4	25,6	25,7–28,1	26,1	26,8	26,7
его дистального поперечника	22,1–29,0	26,3	26,3–29,0	27,3	28,6	28,3

Измерения и индексы	B. bison bison L.				B. priscus Boj.	
	Самцы		Самки		Самцы	
	Lim (n=4)	M	Lim (n=2)	M	Lim (n=3)	M
Наибольшая длина плеча, см	32,5–34,6	33,5	29,1–31,0	30,0	36,1–39,0	37,6
Отношение к длине плеча, %						
его проксимальной ширины	40,1–40,6	40,3	36,1–37,9	36,8	35,7–38,5	37,3
его проксимального поперечника	41,9–43,4	42,7	39,5–41,0	40,5	41,6–42,0	41,9
наименьшей ширины диафаза	14,9–16,5	15,5	13,5–14,8	14,1	16,2–17,4	16,8
его дистальной ширины	27,0–28,6	28,3	25,8–27,5	26,6	28,0–31,2	30,0
его дистального поперечника	29,4–32,4	31,4	29,0–30,6	29,8	31,3–32,7	32,0

Рис. 73. Дорзальный конец левого ребра зубра (самка)

а — с латеральной стороны;
б — с медиальной стороны;
1 — angulus costae (угол ребра);
2 — capitulum costae (головка ребра);
3 — collum costae (шейка ребра);
4 — corpus costae (тело ребра);
5 — crista capitis costae (гребень головки ребра);
6 — crista colli costae (гребень шейки ребра);
7 — facies articularis capitis costae (суставная поверхность головки ребра);
8 — facies articularis tuberculi costae (суставная поверхность бугорка ребра);
9 — sulcus capituli (желоб головки);
10 — sulcus muscularis (мышечный желоб);
11 — sulcus vascularis s. sulcus costae (сосудистый желоб);
12 — tuberculum costae (бугорок ребра);
13 — tuberositas m. iliocostalis (шероховатость подвздошнореберной мышцы);
14 — tuberositas m. longissimus dorsi (шероховатость длиннейшей мышцы спины)

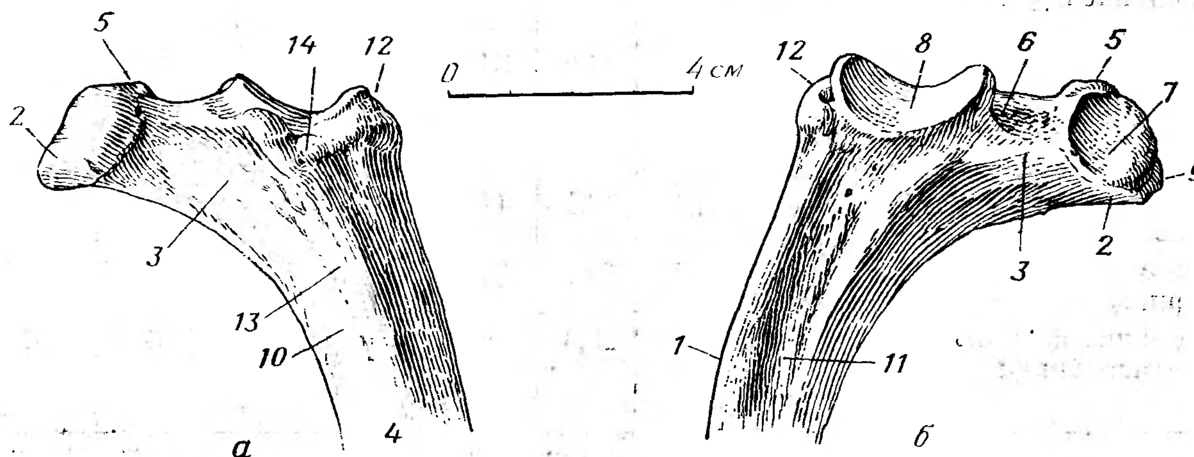


Рис. 74. Грудина (sternum) зубра (самка) →

а — сверху;
б — с левой стороны;
в — снизу;
1 — angulus sterni (угол грудины);
2 — cartilago xiphoidea (мечевидный хрящ);
3 — corpus sterni (тело грудины);
4 — incisura costalis sterni (реберная вырезка);
5 — manubrium (рукоятка грудины);
6 — processus xiphoideus (мечевидный отросток);
7 — sternebra

Рис. 75. Лопатка (scapula) зубра (самка) →

а — с латеральной стороны;
б — с медиальной стороны;
1 — acromion, s. processus hamatus (акромион);
2 — angulus caudalis (каудальный угол);
3 — angulus cranialis (краниальный угол);
4 — angulus glenoidalis (суставный угол);
5 — basis scapulae (основание лопатки);
6 — cartilago scapulae (лопаточный хрящ);
7 — cavitas glenoidalis (суставная впадина);
8 — facies musculi teres minor (поверхность для отхождения малой круглой мышцы);
9 — facies serrata scapulae (зубчатая поверхность, место отхождения m. serratus ventralis);
10 — fossa infraspinata (заостная ямка);
11 — fossa subscapularis (подлопаточная ямка);
12 — fossa supraspinata (предостная ямка);
13 — incisura glenoidea (суставная вырезка);
14 — incisura scapulae et collum scapulae (лопаточная вырезка и шейка лопатки);
15 — linea muscularis (мышечная линия);
16 — margo caudalis (каудальный край);
17 — margo cranialis (краниальный край);
18 — processus coracoideus (клювовидный отросток);
19 — spina scapulae (лопаточная ость);
20 — tuber scapulae, s. tuberculum supraglenoidale (бугор лопатки);
21 — tuber spinae scapulae (бугор ости лопатки);
22 — tuberculum infraglenoidale (засуставный бугорок)

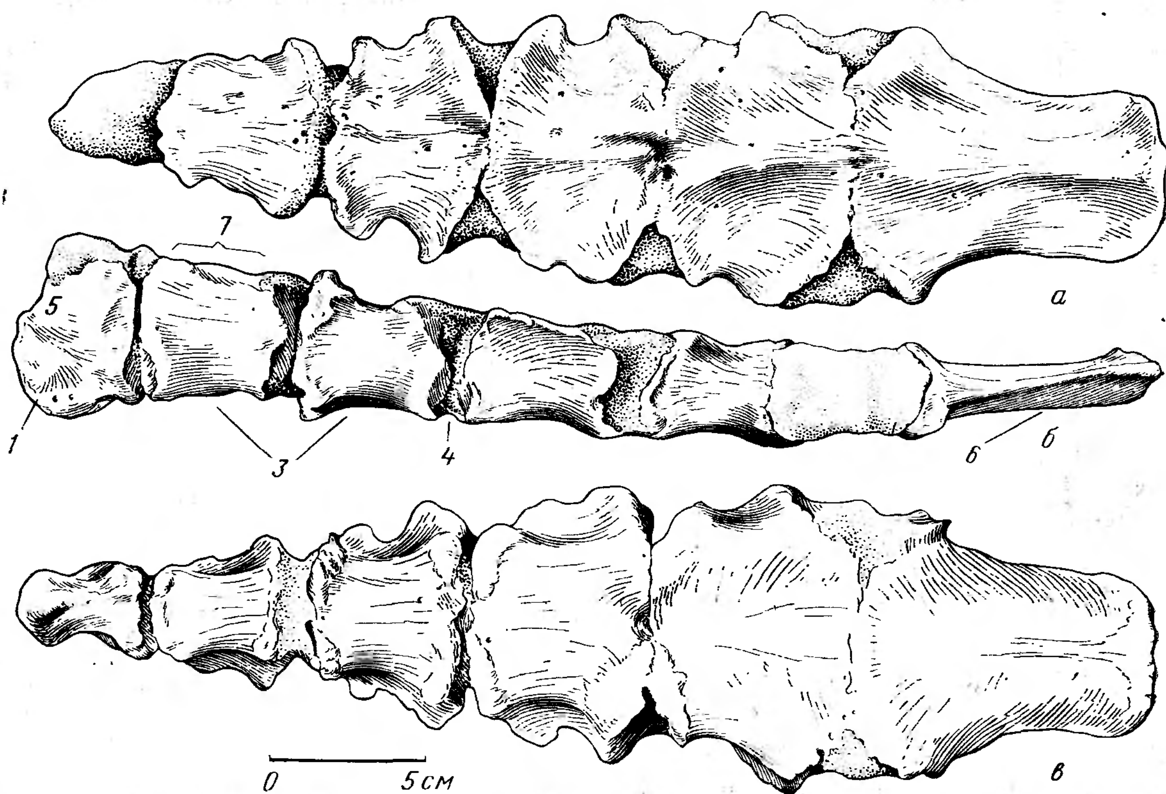

а
7
5
1
3
4
6
6
в
0
5 см

Рис. 74

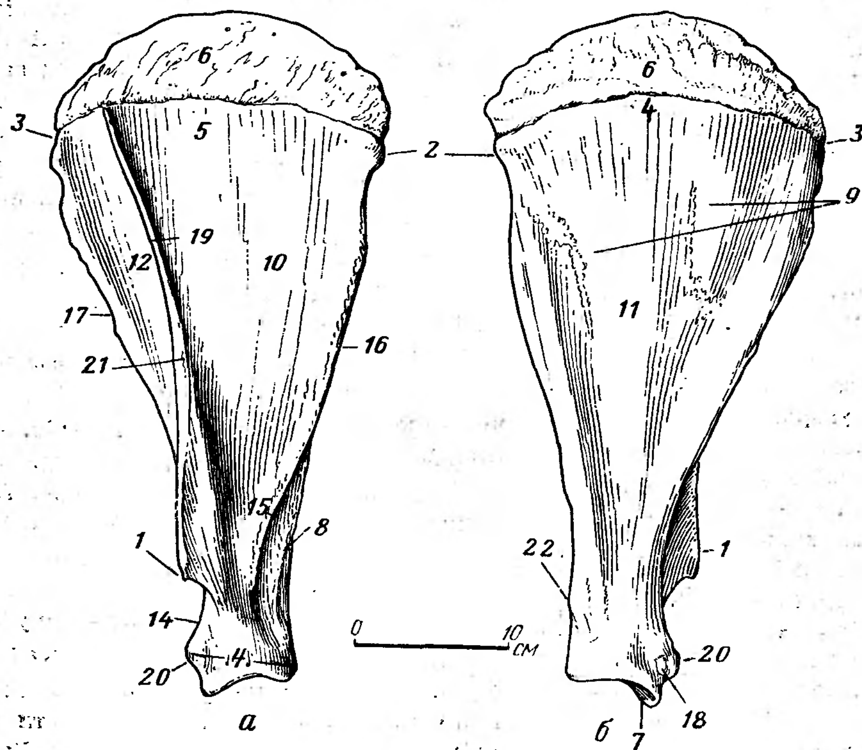
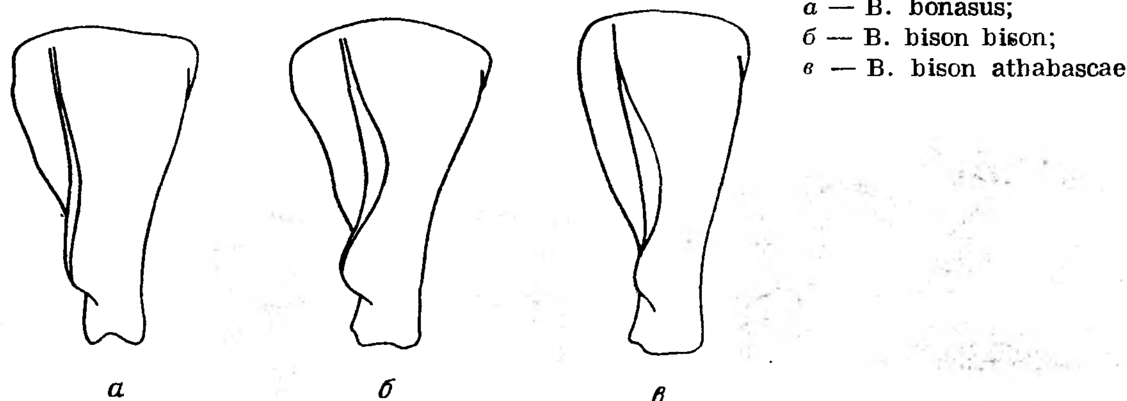

6
3
5
2
19
12
10
17
21
16
15
8
1
14
4
20
а
6
4
3
9
11
22
1
20
7
18
б
0
10 см

Рис. 75

scapulae) большей частью имеет несколько иное строение у бизона — она сильнее изогнута в сторону заостной ямки (fossa infraspinata). Лопатка современного крупного рогатого скота имеет несколько более

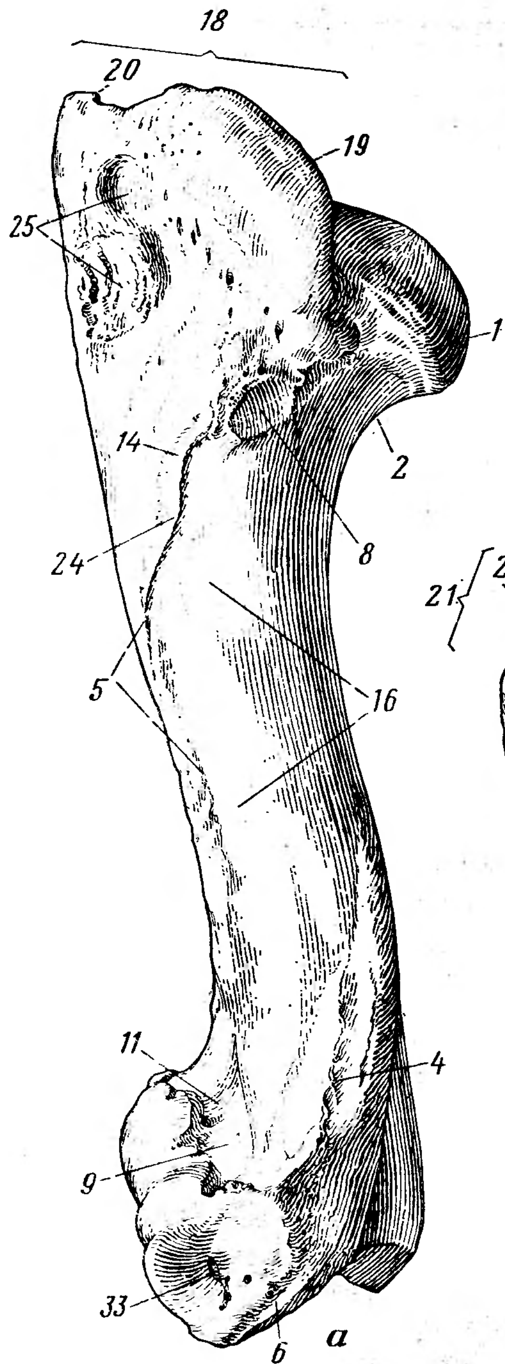
Рис. 76. Форма лопатки у различных представителей р. Bison



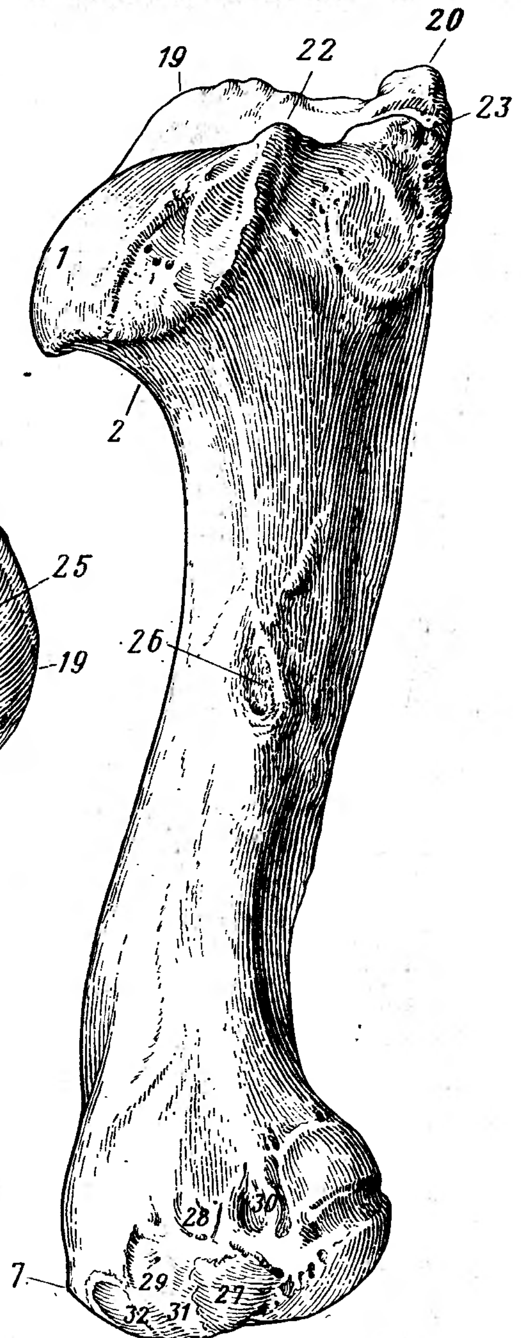
а — B. bonasus;
б — B. bison bison;
в — B. bison athabascae

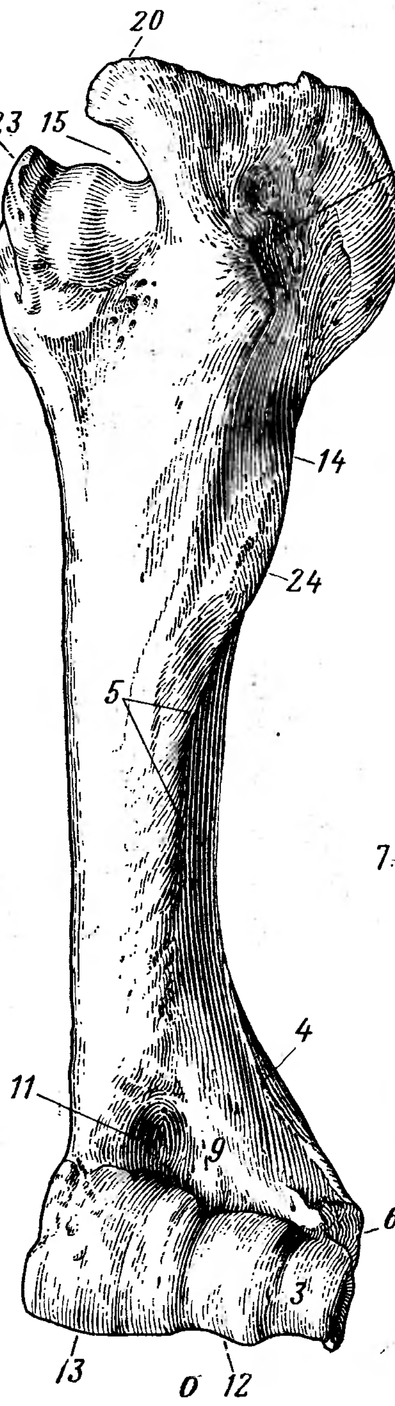
Рис. 77. Левая плечевая кость (os humerus) зубра (самка)

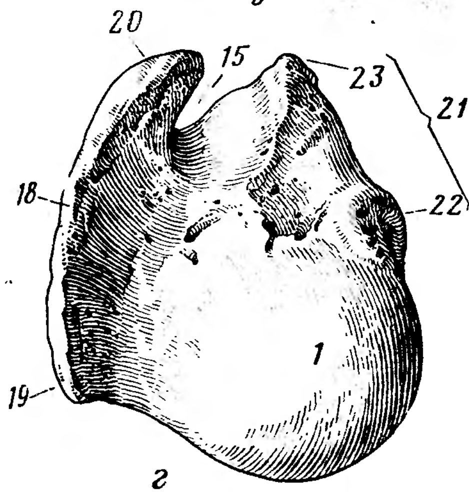
а — с латеральной стороны;
б — с передней стороны;
в — с медиальной стороны;
г — с проксимального конца;
д — с дистального конца (передняя поверхность в д сверху, в г слева);
1 — caput humeri (головка плечевой кости);
2 — collum humeri (шейка плечевой кости);
3 — condilus humeri, s. capitulum humeri (мыщелок плеча);
4 — crista epicondyli lateralis (гребень латерального надмыщелка);
5 — crista tuberculi majoris, s. humeri (гребень большого бугорка);
6 — epicondilus lateralis, s. epic. extensorius (латеральный надмыщелок);
7 — epicondilus medialis, s. epic. flexorius (медиальный надмыщелок);
8 — facies teres (округлая поверхность, прикрепление m. teres minor);
9 — fossa coronoidea (венечная ямка);
10 — fossa olecrani (локтевая ямка);
11 — fossa radialis (лучевая ямка);
12 — labium laterale trochleae humeri (латеральная губа блока плечевой кости);
13 — labium mediale trochleae humeri (медиальная губа блока плечевой кости);
14 — linea anconea, s. l. curva (локтевая линия);
15 — sulcus intertubercularis (межбугорковый желоб);
16 — sulcus spiralis, s. sulcus m. brachialis (спиральный желоб);
17 — trochlea humeri (блок плечевой кости);
18 — tuberculum majus, s. tub. laterale (большой бугорок);
19 — tuberculum majus caudale, s. volare (каудальная часть большого бугорка);
20 — tuberculum majus craniale, s. dorsale (краниальная часть большого бугорка);
21 — tuberculum minus, s. tub. mediale (малый бугорок);
22 — tuberculum minus pars caudalis;
23 — tuberculum minus pars cranialis;
24 — tuberositas deltoidea (дельтовидная шероховатость);
25 — tuberositas musculi infraspinati (шероховатость заостной мышцы);
26 — tuberositas teres (округлая шероховатость [для m. teres major], поверхности для прикрепления мышц и связок на медиальном надмыщелке);
27 — lig. collaterale mediale;
28 — m. flexor carpi radialis;
29 — m. fl. carpi ulnaris;
30 — m. pronator teres;
31 — поверхностный флексор пальцев;
32 — глубокий флексор пальцев;
33 — ямка блока плечевой кости (для отхождения lig. collaterale laterale)

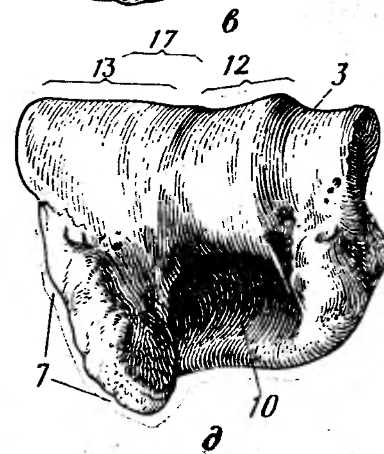

18
20
19
25
1
2
14
8
24
16
5
11
4
9
33
6
а

0 5см


19
22
20
23
1
2
26
30
28
7
29
27
32
31
в


20
23
15
21
25
19
14
24
5
4
11
9
6
3
13
б
12


20
15
23
21
18
22
1
19
г


17
13
12
3
7
10
д

б Зубр

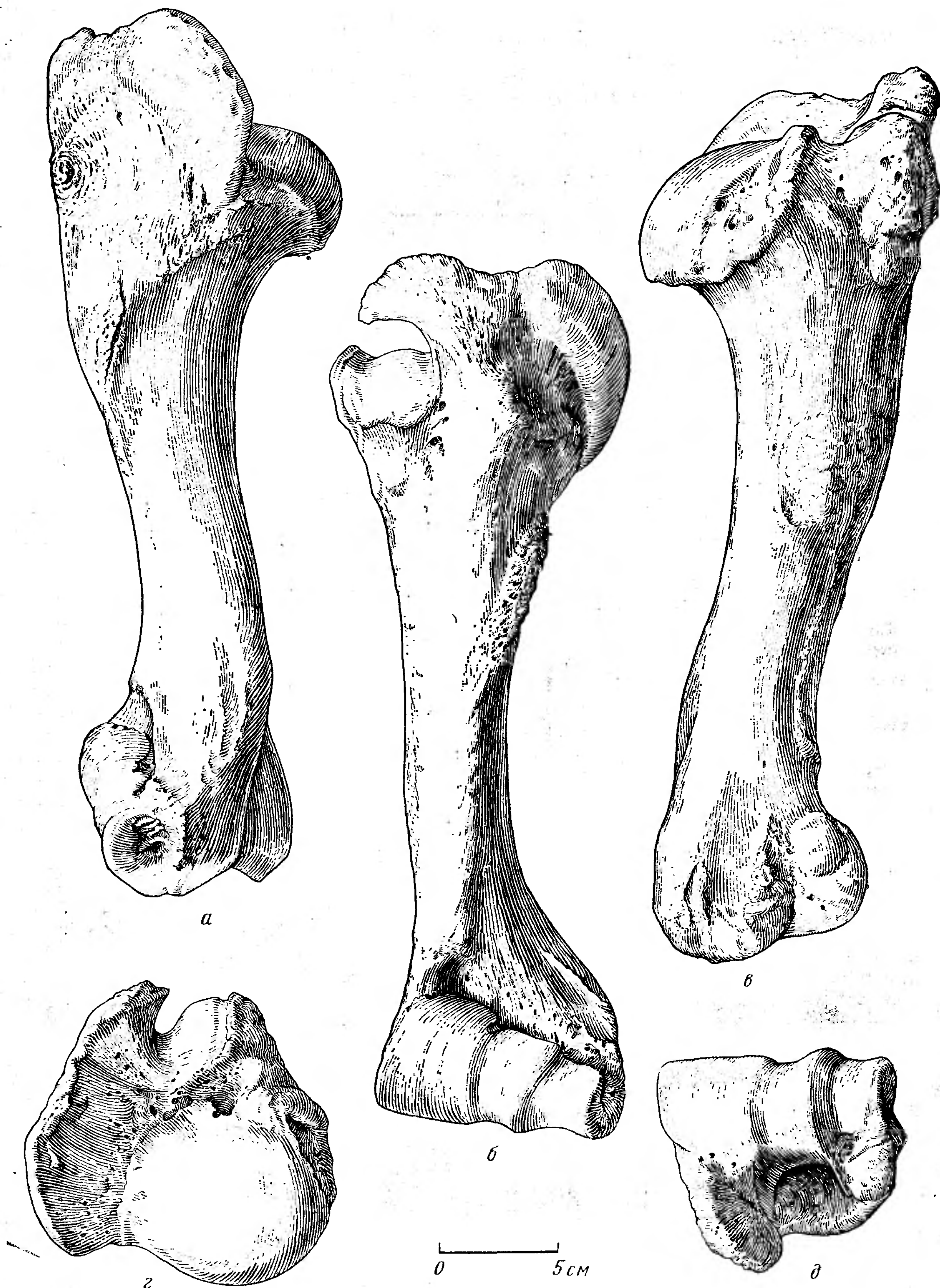

а
б
в
г
д
0
5 см

Рис. 78. Левая плечевая кость зубра (самец)

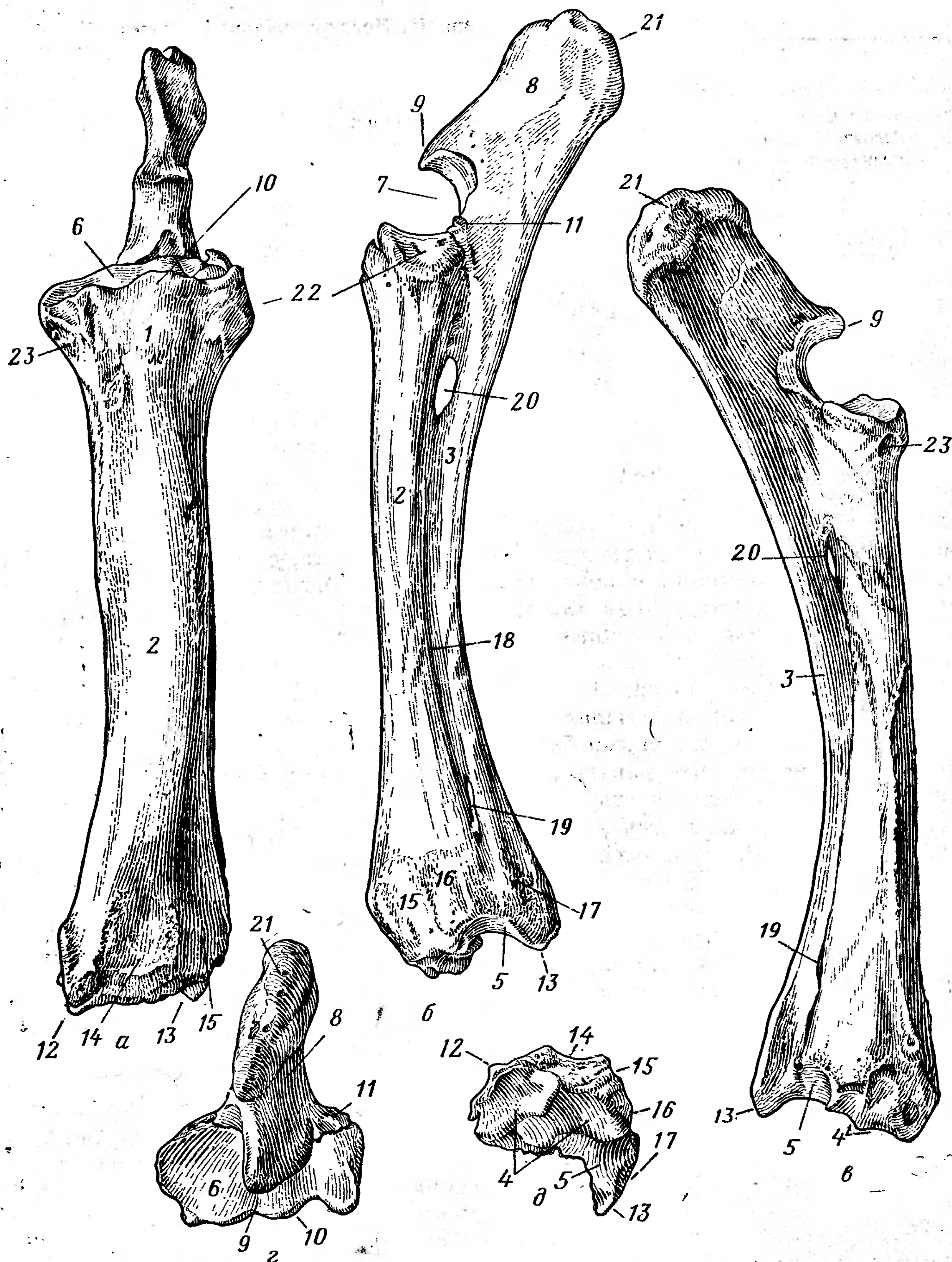
а — с латеральной; *б* — с передней стороны; *в* — с медиальной стороны; *г* — с проксимального конца; *д* — с дистального конца

вытянутую шейку, а также более округлую суставную поверхность, чем у зубра. Эти же отличия указываются и при сравнении лопатки зубра и тура (Bos primigenius Boj.) [Бибикова, 1958].

Плечевая кость (*humerus*) (рис. 77, 78, табл. 14). Наиболее крупная эта кость у первобытного бизона. Humerus современного степного бизона абсолютно и относительно короче и массивнее, особенно в эпифизах, чем у зубра. Crista humeri у B. priscus и у B. bison выражены отчетливее, чем у B. bonasus; tuberositas deltoidei развита значительно сильнее и испещрена следами сухожильных волокон. Плечевую кость первобытного зубра и степного бизона характеризует также очень крупный caput humeri и tuberculum majus. Facies musculi infraspinatus у B. priscus Boj. и у B. bison L. выделяется более четко, она очень шероховата, с поднятыми краями, испещрена валиками и бороздами от сухожильных волокон, так же как и tuberositas teres; fossa radialis у этих видов несколько глубже, чем у зубров. Большая массивность плечевых костей первобытного бизона и степного бизона обусловливается и более сильным развитием мускулатуры плечевого отдела. Однако у B. bonasus caucasicus Satunin наблюдается относительно большая массивность плеча, чем у B. bonasus bonasus, что сочетается с общими более мелкими размерами скелета. Объяснить это можно тем, что кавказский зубр — обитатель гор, а при хождении по склонам бóльшая часть нагрузки падает именно на плечевой отдел. В связи с этим наблюдается относительно более мощное развитие мускулатуры и соответственно расширение плечевой кости в диафизе. Аналогичное явление наблюдается у горной расы баранов (Ovis nivicola), обитающей в Корякском нагорье [Чернявский, 1964].

В заключение можно сказать, что по относительной массивности humerus американского степного бизона ближе стоит к плечевой кости B. priscus, однако по абсолютной и относительной длине плечевая кость B. priscus ближе к humerus B. bonasus. Таким образом, humerus B. priscus Boj. представляет собой как бы исходную форму для таковой у B. bison и B. bonasus.

Различия в строении плечевой кости современного крупного рогатого скота и тура указаны в ряде работ [Allen, 1876; Olsen, 1960; Павлова, 1925; Бибикова, 1958] и сводятся в основном к следующему: суставная головка плечевой кости зубра более удлинена в передне-заднем направлении, чем у Bos, вследствие чего у первого она сильнее нависает над задней поверхностью диафиза кости. Tuberculum majus у зубра развит относительно сильнее, в то же время относительно слабее и менее рельефно выступает tuberositas deltoideus и tuberositas teres. Дистальный суставной блок плечевой кости зубра менее рельефен, чем у быков. По данным



21
8
9
7
11
10
6
22
23
1
20
3
2
18
19
16
15
17
5
13
12
14
а
б
в
г
д
4
0
8см

Рис. 79. Левая лучевая и локтевая кости (radius+ulna) зубра (самка)

а — спереди;
б — с латеральной стороны;
в — с медиальной стороны;
г — с проксимального конца;
д — с дистального конца (передняя поверхность сверху);
1 — capitulum radii (головка лучевой кости);
2 — corpus radii (тело луча);
3 — corpus ulnae (тело локтевой кости);
4 — facies articularis carpea radii (лучевая часть запястной суставной поверхности);
5 — facies articularis carpea ulnae (локтевая часть запястной суставной поверхности);
6 — fossa capituli radii (ямка головки лучевой кости);
7 — incisura semilunaris, s. trochlearis (полулунная вырезка);
8 — olecranon (локтевой отросток);
9 — processus anconeus (крючковидный отросток);
10 — processus coronoideus radii (венечный отросток лучевой кости);
11 — processus coronoideus lateralis (латеральный венечный отросток);
12 — processus styloideus medialis, s. radii (медиальный грифелевидный отросток);
13 — processus styloideus lateralis, s. ulnae (латеральный грифелевидный отросток);
14 — sulcus tendi m. abductoris pollicis longus (желоб для сухожилия длинного абдуктора большого пальца);
15 — sulcus tendi m. extensoris carpi radialis (желоб для сухожилия лучевого разгибателя запястья);
16 — sulcus tendi m. extensoris digitalis communis (желоб для сухожилия общего разгибателя пальцев);
17 — sulcus tendi m. extensoris digitalis lateralis (желоб для сухожилия латерального разгибателя пальцев)
18 — sulcus vascularis (сосудистый желоб);
19 — spatium interosseum antebrachii distale (дистальное межкостное пространство);
20 — spatium interosseum antebrachii proximale (проксимальное межкостное пространство);
21 — tuber olecrani (локтевой бугор);
22 — tuberculum laterale (связочный бугорок для lig. collaterale laterale);
23 — tuberositas bicipitalis radii (двуглавая шероховатость лучевой кости)

В. И. Бибиковой (1958), медиальный надмыщелок у зубров расположен ниже медиальной части блока плеча, в то время как у туров он располагается на одном уровне. Причем весь надмыщелок у последнего массивнее, чем у зубра.

Лучевая кость (*radius*) (рис. 79, 80; табл. 15). У зубра эта кость длинее, чем у B. priscus и B. bison, и уступает им по массивности. Поперечник верхней суставной поверхности лучевой кости бизона в среднем несколько больше, чем у зубра, что придает ей округлые очертания. Дистальный эпифиз лучевой кости B. priscus и B. bison массивнее и рельефнее и с более выраженными шероховатостями, чем у B. bonasus. Лучевая кость зубра отличается от таковой у тура и крупного рогатого скота относительно большей шириной передне-заднего диаметра проксимального эпифиза кости, а также деталями строения суставных поверхностей дистального эпифиза [подробнее см.: Бибикова, 1958].

Локтевая кость (*ulna*) (рис. 79, 80). Processus olecrani у B. priscus и у B. bison крупнее и шире, чем у B. bonasus. У B. priscus и у B. bison он несколько длиннее, чем у B. bonasus, что связано с более развитым m. triceps. Отношение передне-заднего диаметра processus olecrani к его длине у степного бизона равен Lim 50,0—57,3; M 52,7, а у зубра Lim 50,0—51,7; M 50,8. По данным Бибиковой (1958), это отношение, видимо, не превышает у B. bonasus 65%, в то время как у тура оно более 65%.

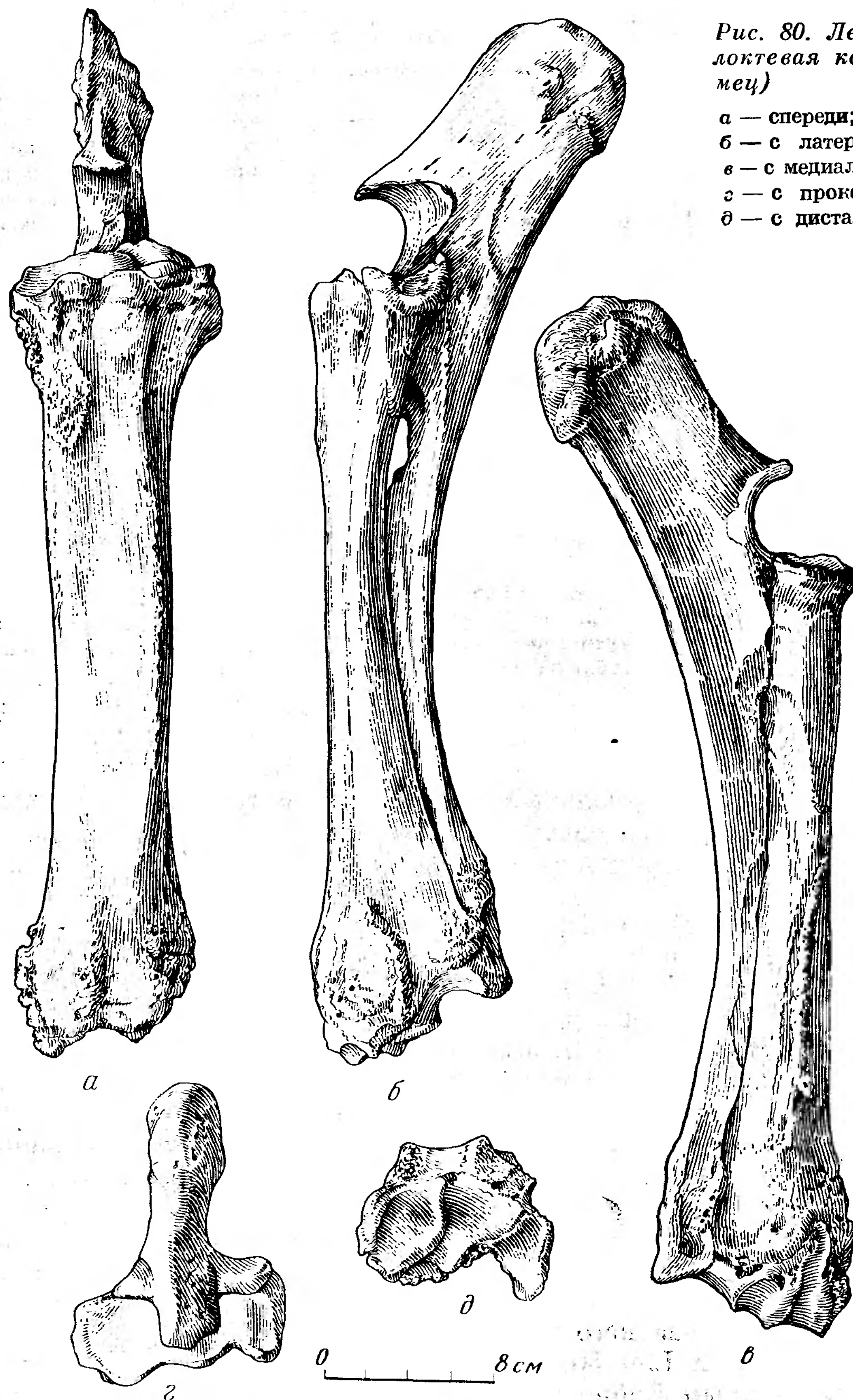


Рис. 80. Левые лучевая и локтевая кости зубра (самец)

а — спереди;
б — с латеральной стороны;
в — с медиальной стороны;
г — с проксимального конца;
д — с дистального конца

Таблица 15. Размеры и пропорции лучевой кости (radus) у различных форм рода Bison

Измерения и индекс	B. bonasus bonasus L.				B. bonasus caucasicus Satunin	
	Самцы		Самки		Самец	Самка
	Lim (n=26)	M	Lim (n=10)	M	n=1	n=1
Наибольшая длина лучевой кости, см	32,2–36,8	34,0	30,8–33,2	32,1	32,3	30,6
Отношение к длине лучевой кости						
ее проксимальной ширины	24,6–29,4	26,8	25,0–28,2	26,4	28,9	27,1
ее проксимального поперечника	12,8–15,9	13,8	13,1–14,1	13,5	14,4	14,7
наименьшей ширины ее диафиза	13,5–17,0	15,0	13,0–15,0	13,6	16,1	14,7
ее дистальной ширины	22,7–26,0	23,0	22,5–24,4	23,2	25,4	24,2
ее дистального поперечника	14,4–16,6	15,1	14,2–15,4	14,6	17,0	16,6

Измерения и индекс	B. bison bison L.				B. priscus Boj. (короткорогая форма)	
	Самцы		Самки		Самцы	
	Lim (n=4)	M	Lim (n=2)	M	Lim (n=3)	M
Наибольшая длина лучевой кости, см	32,0–34,6	33,0	29,5–31,9	30,7	36,5–39,6	38,5
Отношение к длине лучевой кости						
ее проксимальной ширины	30,2–31,2	31,1	28,0–29,2	28,6	29,1–30,9	30,4
ее проксимального поперечника	15,1–16,3	15,5	13,5–14,9	14,2	15,6–15,9	15,7
наименьшей ширины ее диафиза	16,2–19,3	18,0	15,3–15,4	15,4	16,9–19,2	17,5
ее дистальной ширины	26,3–30,0	27,7	25,1–25,7	25,4	25,5–29,0	27,2
ее дистального поперечника	17,7–18,5	18,0	15,7–15,9	15,8	17,2–17,7	17,4

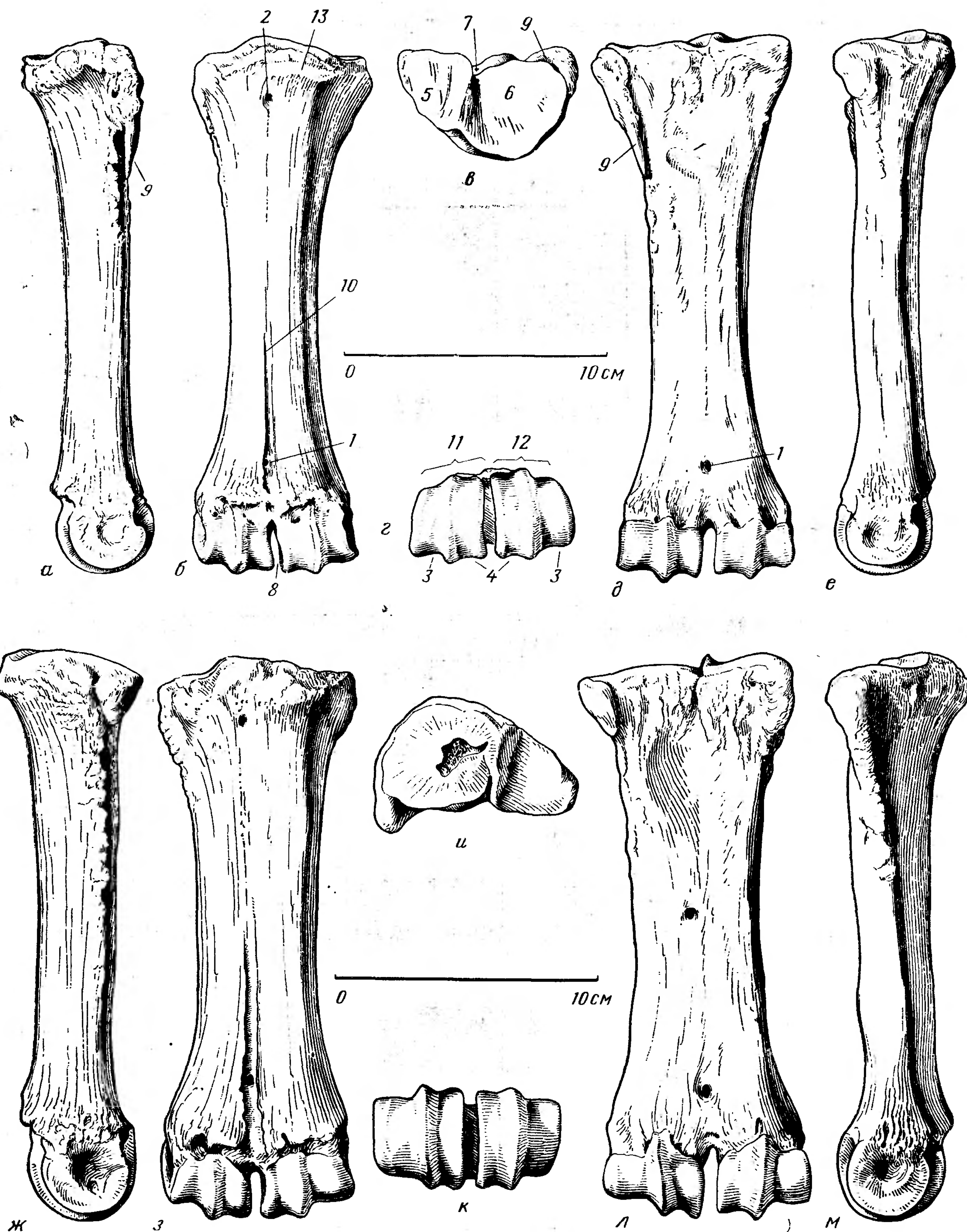

2
13
7
9
5
6
9
в
9
9
10
0
10 см
1
11
12
1
г
3
4
3
а
б
8
д
е
и
0
10 см
ж
з
к
л
м

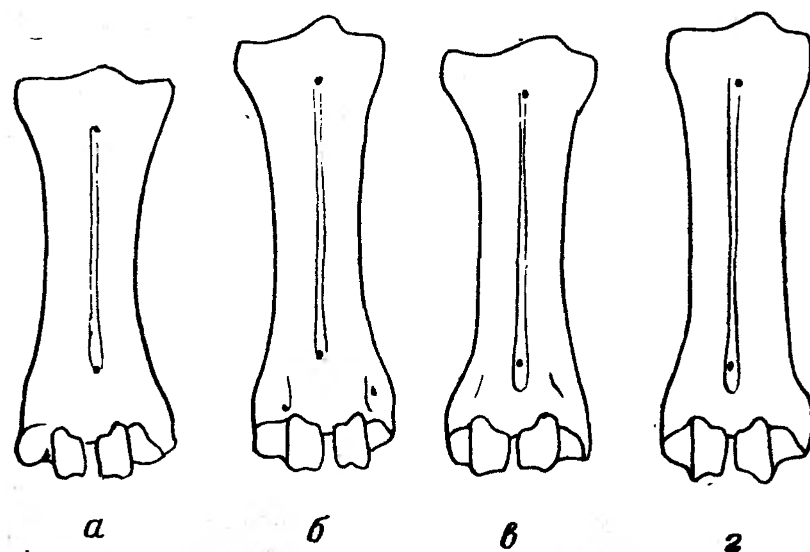
Рис. 81. Левые пястные кости (ossa metacarpi III+IV) зубров

а — *е* — самка;
ж — *м* — самец;
а, *ж* — с медиальной стороны;
б, *з* — спереди;
в, *и* — с проксимального конца, передняя поверхность снизу (*в*) или сверху (*и*);
г, *к* — с дистального конца;
д, *л* — сзади;
е, *м* — с медиальной стороны;
1 — canalis metacarpi distalis (дистальный пястный канал);
2 — canalis metacarpi proximalis (проксимальный пястный канал);
3 — condyli abaxiales;
4 — condyli axiales s. concentrici,
5 — facies articularis ossis hamati (II + III carpalia);
6 — facies articularis ossis trapezoideocapitati (IV carpale);
7 — fossa sinovialis (синовиальная ямка);
8 — incisura intercondylaris (межмыщелковая вырезка);
9 — os metacarpale V;
10 — sulcus longitudinalis dorsalis (дорзальный продольный желоб);
11 — trochlea metacarpi III;
12 — trochlea metacarpi IV,
13 — tuberositas metacarpi (пястная шероховатость)

Также различны и индексы полулунной вырезки — отношение наибольшей ширины внутренней суставной поверхности полулунной вырезки к длине ее на хорде на кости у зубра менее 65%, у тура — более 70%. Очертания локтевого отростка у зубра приближаются к прямоугольнику, в то время как у тура они близки к трапеции.

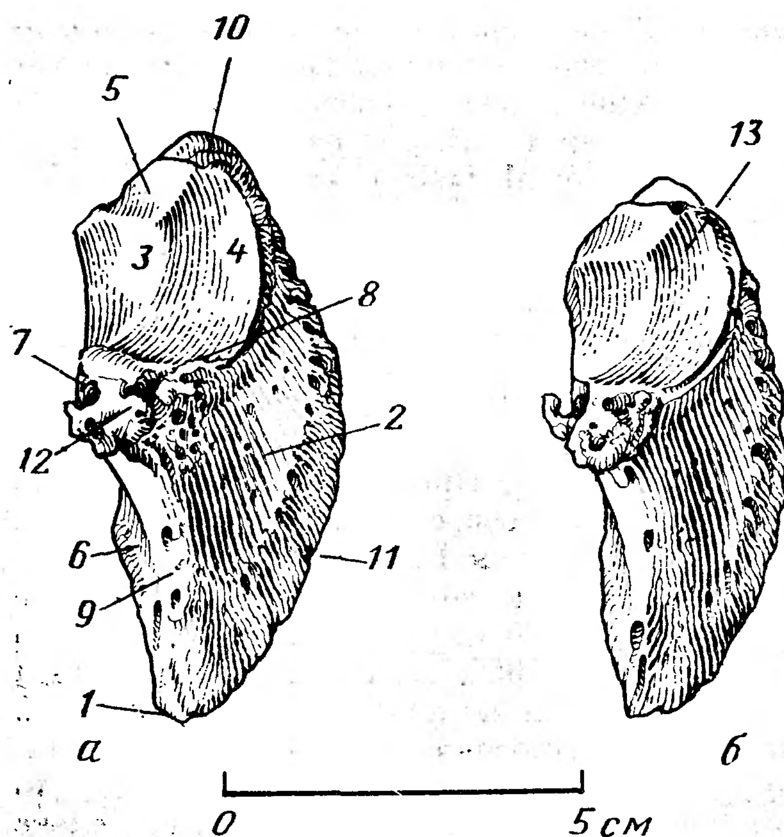
Пясть (*metacarpus*) (рис. 81, 82; табл. 16—17). Как и другие кости конечности, пясть B. bonasus несколько длиннее, чем у B. bison, в свою очередь, у B. priscus Boj. по массивности и абсолютной длине пясть стоит на первом месте. Особенно хорошо это видно при рассмотрении диафизов костей. Индекс отношения передне-заднего диафиза пясти к ее широтному диаметру соответственно составляет у B. priscus Boj.: Lim 61,1—70,4; M 65,8; у B. bison L. Lim 55,8—70,4; M 65,5 у самцов Lim 65,7—66,6; M 66,1 у самок, у B. bonasus Lim 56,8—68,3; 63,1—70,0; M 62,8; 68,8. Пропорции пясти у всех представителей рода относительно длины туловища и передней конечности можно считать одинаковыми. Вместе с тем изменчивость metacarpus чрезвычайно велика, в особенности у B. priscus Boj. Прослеживая изменения размеров пясти в историческом плане, у B. bonasus L. можно отметить сильное измельчение этой кости (а соответственно всего скелета). В таблице приводятся данные по размерам пясти у B. priscus Boj. и исторического зубра Прибалтики и Белоруссии (XII—XVI вв.) в сравнении с metacarpus современных представителей рода Bison. Использовались данные по работам В. И. Бибиковой [1950]; В. И. Цалкина [1951, 1958; 1962]; К. Паавера [1965]. Измельчение размера скелета B. bonasus L. можно объяснить резким сокращением его ареала за последнюю тысячу лет [Цалкин, 1951, 1958, 1962]. Пясть зубра несколько короче и массивнее, чем у тура и крупного рогатого скота. Также разнятся очертания суставных поверхностей проксимального эпифиза кости. Диафиз пясти зубра соответственно короче и шире, в то время как у крупного рогатого скота и тура он более округлый, индекс отношения передне-заднего диаметра к поперечнику посередине кости у зубра не превышает 70%, в то время как у тура достигает 75% [Бибикова, 1958].

Рис. 82. Пястные кости различных представителей р. Bison



а — B. bison bison;
б — B. bison athabascae;
в — B. bonasus;
г — B. priscus

Рис. 83. Копытные (III) фаланги зубров, вид сверху



а — самец;
б — самка;
1 — apex (вершина);
2 — facies abaxialis, s. parietalis;
3 — facies articularis pars lateralis;
4 — facies articularis pars medialis;
5 — facies articularis sesamoidea;
6 — facies axialis;
7 — foramen axiale;
8 — margo coronalis,
9 — margo dorsalis;
10 — margo palmaris, s. lateralis;
11 — margo solearis (подошвенный край);
12 — processus extensorius (разгибательный отросток);
13 — tuberositas flexoria (сгибательная шероховатость на подошвенной поверхности)

Таблица 16. Размеры пястных костей (metacarpus) у различных форм рода Bison (в см)

Измерение	B. priscus Boj. (короткорогая форма) из Амвросиевки [Бибикова, 1950]		B. priscus Boj. (короткорогая форма) из Западной Сибири		B. priscus Boj. (короткорогая форма) из Восточной Сибири		B. bonasus L. из истор. Латвии XII—XVI в. [Цалкин, 1951, 1958; Паавер, 1965]			
	Самцы	Самки	Самцы		Самцы		Самцы		Самки	
	M (n=47)	M (n=31)	Lim (n=6)	M	Lim (n=4)	M	Lim (n=10)	M	Lim (n=6)	M
Наибольшая длина пясти	23,2	22,5	22,1–24,7	23,6	21,4–22,8	22,0	22,1–24,3	23,2	21,6–23,0	22,3
Наибольшая ширина проксимального эпифиза	8,5	7,2	7,9–9,8	8,9	8,4–9,3	8,9	7,8–8,7	8,3	5,4–7,8	7,2
Ширина диафиза в наиболее узкой части	5,3	4,2	5,0–6,3	5,7	5,1–5,7	5,4	5,1–5,7	5,2	3,8–4,9	4,3
Наибольшая ширина дистального эпифиза	8,7	7,6	8.2–9,5	8,8	8,4–9,5	8,8	7,6–8,5	8,0	6,2–7,4	7,2

Измерение	B. bonasus L. из Западной Белоруссии (XII—XVI вв.) [Цалкин, 1951]		B. bonasus L. современный из Беловежья				B. bison bison L. современный			
	Самцы	Самки	Самцы		Самки		Самцы		Самки	
	M (n=4)	M (n=5)	Lim (n=26)	M	Lim (n=10)	M	Lim (n=4)	M	Lim (n=2)	M
Наибольшая длина пясти	22,8	22,1	20,2–22,5	21,5	20,1–20,9	20,5	20,1–21,3	20,7	19,3–21,5	20,4
Наибольшая ширина проксимального эпифиза	8,0	6,9	7,0–7,9	7,4	6,2–7,2	6,7	7,2–8,2	7,6	6,1–6,8	6,5
Ширина диафиза в наиболее узкой части	4,8	4,0	4,1–4,9	4,4	3,2–3,8	3,5	4,4–5,9	5,0	3,8–4,2	4,0
Наибольшая ширина дистального эпифиза	7,7	6,7	6,6–7,5	7,0	6,0–6,7	6,3	7,4–7,8	7,6	6,4–6,8	6,6

Таблица 17. Пропорции пястной кости (metacarpus) у различных форм рода Bison (в процентах)

Индекс	B. bonasus bonasus L.				B. bonasus caucasicus Satunin	
	Самцы		Самки		Самец	Самка
	Lim (n=25)	M	Lim (n=10)	M	n=1	n=1
Отношение к длине						
ее проксимальной ширины	30,6–37,6	34,8	30,7–34,1	32,3	33,4	31,7
ее проксимального поперечника	18,3–21,9	19,9	18,2–21,0	19,5	20,0	19,0
наименьшей ширины ее диафиза	18,7–22,7	20,6	15,9–18,6	17,3	21,0	18,0
ее дистальной ширины	30,7–34,9	33,3	29,3–32,2	30,6	33,4	31,8
ее дистального поперечника	17,3–19,7	18,5	16,9–18,5	17,8	19,1	18,0

Индекс	B. bison bison L.				B. priscus Boj. (короткорогая форма)	
	Самцы		Самки		Самцы	
	Lim (n=4)	M	Lim (n=2)	M	Lim (n=9)	M
Отношение к длине						
ее проксимальной ширины	34,0–39,6	36,7	31,4–32,3	31,9	35,3–41,5	38,3
ее проксимального поперечника	21,1–21,7	21,3	19,1–19,2	19,1	20,1–23,5	22,0
наименьшей ширины ее диафиза	21,1–27,7	23,9	19,5–19,7	19,6	21,5–24,0	23,9
ее дистальной ширины	35,8–37,8	36,5	31,6–33,1	32,4	35,7–41,6	38,3
ее дистального поперечника	18,2–21,7	19,8	17,1–17,7	17,4	18,3–22,5	20,1

Фаланги пальцев (*Phalanx*) (рис. 83, табл. 18). Фаланги зубра наиболее «легкого» строения с относительно стройными диафизами, чем у других представителей рода. Основные различия заключаются в следующем: наиболее крупными и относительно массивными фалангами обладает B. priscus Boj. Фаланга B. bison L. несколько короче и относительно массивнее, чем у B. bonasus L. Необходимо отметить, что фаланги, подобно метаподиям (и даже в большей степени), подвержены сильной изменчивости, что создает большие трудности при диагностике. Третьи фаланги практически неразличимы.

Тазовый пояс и задние конечности

Таз (*pelvis*) (рис. 84, 85). Тазовые кости зубра и бизона довольно трудно различимы. Все же можно указать, что таз B. bison относительно несколько шире, чем у B. bonasus L.; ali ossi ilii несколько более развернуты по отношению к плоскости, проходящей по линии крестца у бизона. Крыло подвздошной кости несколько шире у B. bison L., чем у B. bonasus L. Диагноз тазовых костей B. priscus Boj. довольно трудно составить из-за фрагментарности имеющегося материала. Можно предположить, что таз первобытного бизона в большей степени схож по строению с таковым B. bonasus L., так как общая конституция заднего отдела скелета у этих видов тождественна.

Бедренная кость (*femur*) (рис. 86, 87; табл. 19). В целом бедро у B. priscus Boj. и B. bison L. массивнее, чем у B. bonasus L. Абсолютная длина этой кости наиболее велика у первобытного бизона. У B. bison L. femur наиболее коротка, длина этой кости у зубра приближается к таковой у B. priscus Boj. При сравнении fossa plantaris хорошо видно, что у B. priscus Boj. и у B. bison L. она выделяется своей бугорчатостью и испещренностью следами прикрепления многочисленных сухожилий, тогда как у B. bonasus L. эти признаки представлены гораздо слабее.

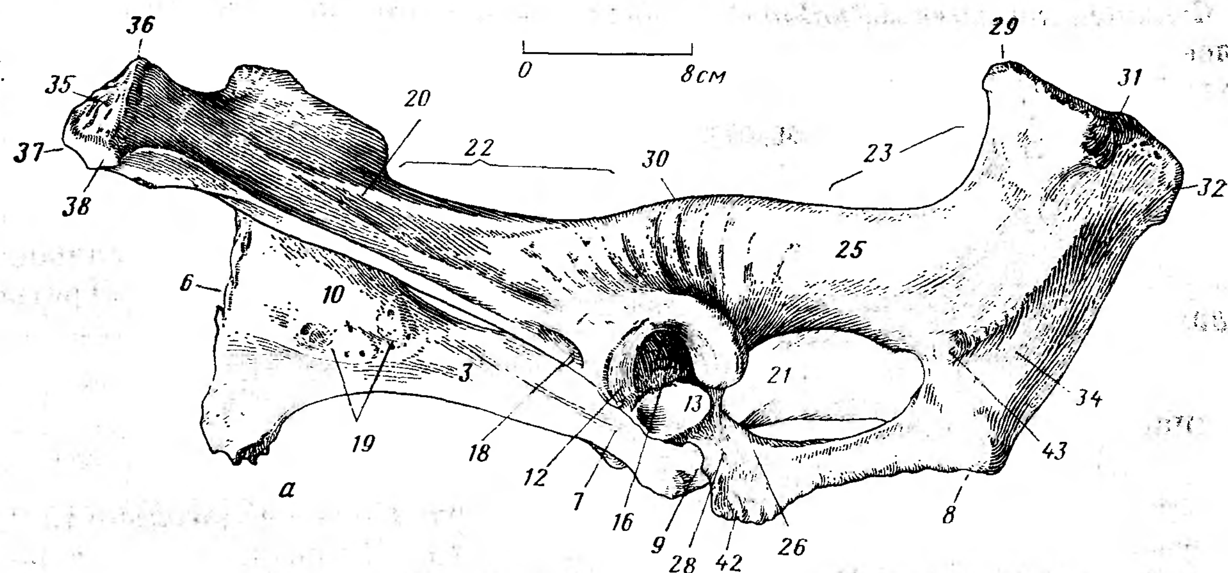
Латеральный и медиальный мыщелки у бизона несколько шире и сжаты дорзо-вентрально, а у зубра они более вытянуты.

Бедро B. priscus широко изменчиво, оно может быть как той, так и другой формы. Facies aspera у B. priscus Boj и B. bison L. шире и яснее выражена, чем у зубра. Наблюдается некоторое различие в строении большого вертела, который у зубра в большинстве случаев более вытянут, а у бизона несколько округлее. Кроме того, у бизона он, как правило, крупнее, чем у зубра.

Наиболее крупных размеров большой вертел достигает у первобытного бизона, но форма его очень изменчива.

Головка бедра бизона имеет иное строение, чем у зубра; она несколько вытянута в своем наибольшем диаметре и овальнее, чем у зубра.

Индекс отношения наименьшего диаметра головки бедра к ее наибольшему диаметру (в %) соответственно равен у B. bison L. M 68,5, у B. bonasus L. M 80,0 и у B. priscus Boj. M 68,7.


36
35
37
38
20
22
0
8 см
30
29
23
31
32
25
6
10
3
21
34
19
18
12
13
43
7
16
9
28
42
26
8
а

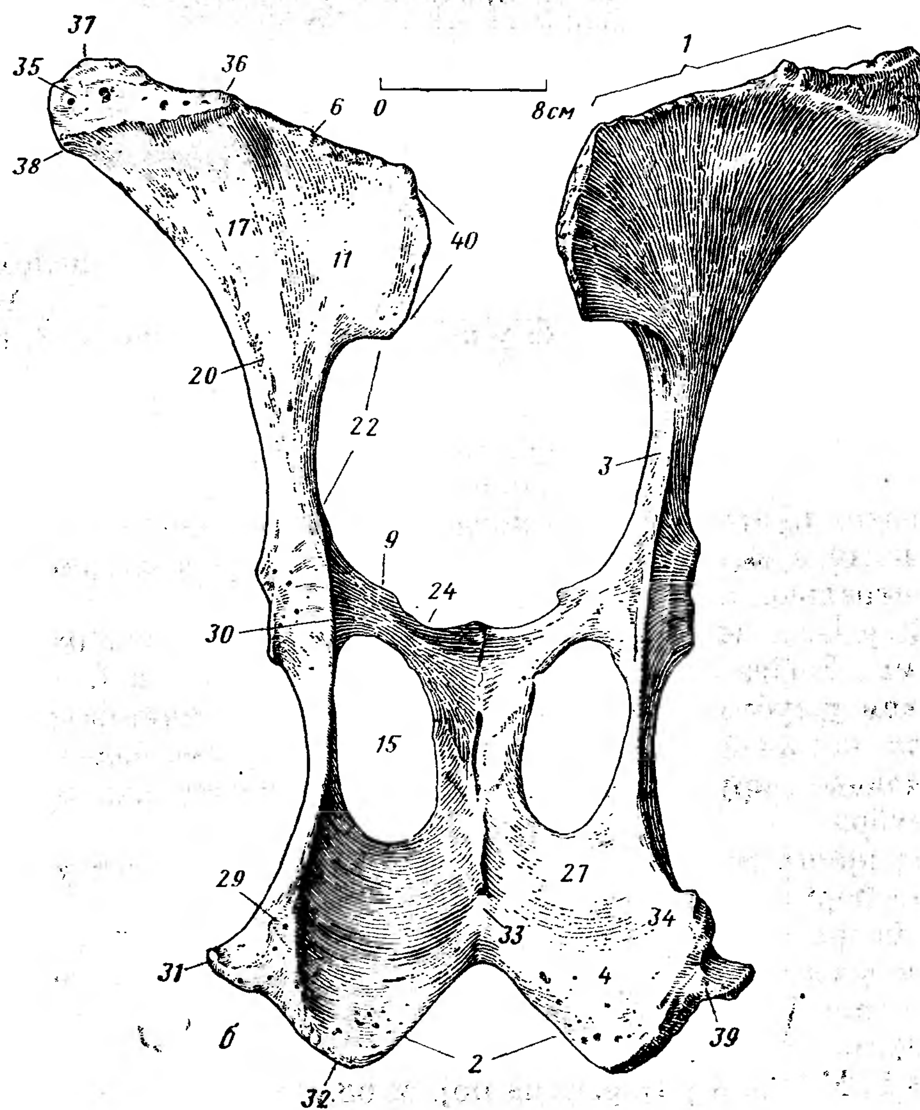

37
35
36
38
0
8 см
6
1
17
11
40
20
22
3
9
24
30
15
27
29
34
33
31
4
39
б
2
32

Рис. 84. Тазовая кость (os coxae) зубров (самка)

а — с левой стороны (слегка снизу);
б — с дорзальной стороны;
1 — ala ossis ilii (крыло подвздошной кости);
2 — arcus ischiadicus (седалищная дуга);
3 — corpus ossis ilii (тело подвздошной кости);
4 — corpus ossis ischii (тело седалищной кости);
5 — corpus ossis pubis (тело лонной кости);
6 — crista iliaca (подвздошный гребень);
7 — crista iliopectinea (подвздошнолонный гребень);
8 — crista symphysialis (симфизный гребень, на вентральной поверхности);
9 — eminentia iliopectinea, s. tuberculum pectineum (подвздошнолонное возвышение);
10 — facies auricularis (ушковидная суставная поверхность);
11 — facies glutaea (ягодичная поверхность крыла);
12 — facies lunata pars major (лунная суставная поверхность, большая часть);
13 — facies lunata p. minor (малая часть лунной поверхности);
14 — facies muscularis (мускульная поверхность крыла);
15 — foramen obturatum (запирательное отверстие);
16 — fossa acetabuli (ямка суставной впадины);
17 — fossa iliaca externa (наружная подвздошная ямка);
18 — fovea ventralis (вентральная ямка, для m. rectus femoris);
19 — linea arcuata (дугообразная линия, на вентральной поверхности крыла подвздошной кости);
20 — linea glutaea (ягодичная линия);
21 — incisura acetabuli (вырезка суставной впадины);
22 — incisura ischiadica major (большая седалищная вырезка);
23 — incisura ischiadica minor (малая седалищная вырезка);
24 — pecten ossis pubis (лонный гребень);
25 — ramus acetabularis ossis ischii;
26 — ramus acetabularis ossis pubis;
27 — ramus symphysialis ossis ischii;
28 — ramus symphysialis ossis pubis;
29 — spina dorsalis tuberculi ischiadici (дорзальная ость седалищного бугра);
30 — spina ischiadica (седалищная ость);
31 — spina lateralis (s. ventralis) tuberculi ischiadici (латеральная ость седалищного бугра);
32 — spina medialis (s. caudalis) tuberculi ischiadici (медиальная ость седалищного бугра);
33 — symphysis pelvis (тазовый шов);
34 — tabula ossis ischii (пластинка седалищной кости):
35 — tuber coxae (наружный подвздошный бугор, или маклок);
36 — дорзомедиальный;
37 — краниальный и *38* — вентральный бугорки маклока;
39 — tuber ischiadicum (седалищный бугор);
40 — tuber sacrale (внутренний подвздошный бугор);
41 — tuberculum psoadicum (бугорок малой поясничной мышцы);
42 — tuberculum pubicum (лонный бугор);
43 — tuberculum musculi quadrati femori (бугорок для квадратной мышцы бедра

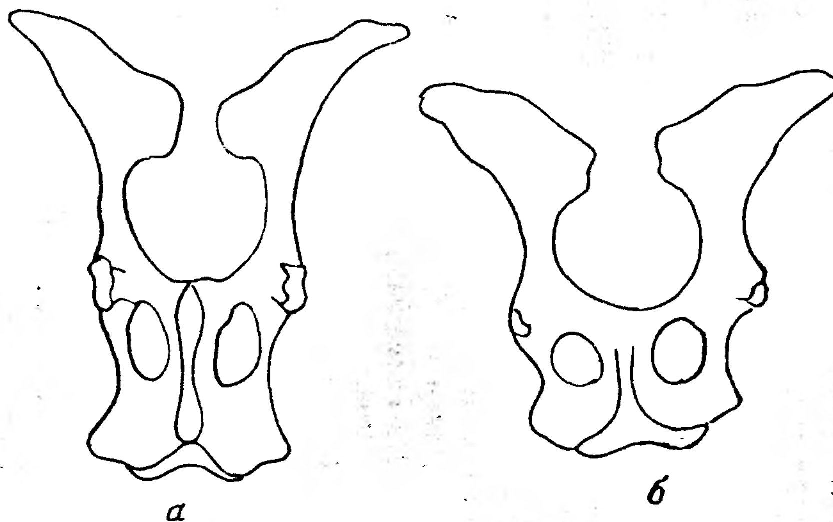


Рис. 85. Таз зубра Bison bonasus (а) и бизона B. bison (б), вид с вентральной стороны

Таблица 18. Размеры 1-й и 2-й фаланг (Phalanx) передней и задней конечностей у различных форм рода Bison

Измерения и индексы	B. bonasus bonasus L.				B. bison bison L.				B. priscus (короткорогая форма)
	Самцы		Самки		Самцы		Самки		Самец
	Lim (n=22)	M	Lim (n=10)	M	Lim (n=4)	M	Lim (n=2)	M	M
Передняя конечность									
1-я фаланга									
Длина	6,3–7,1	6,6	6,1–6,9	6,5	5,7–6,8	6,1	5,4–6,1	5,7	8,5
Проксимальная ширина	3,4–3,9	3,6	3,2–3,6	3,4	4,7–6,4	4,2	3,4–3,6	3,3	4,9
Обхват диафиза	10,5–11,6	11,0	8,8–10,0	9,4	11,5–12,3	12,0	10,0–10,5	10,3	15,1
Дистальная ширина	3,2–3,7	3,5	2,8–3,2	3,1	3,7–4,1	3,9	3,0–3,3	3,1	4,6
2-я фаланга									
Длина	3,9–4,9	4,4	4,1–4,6	4,3	4,0–4,7	4,2	3,5–3,9	3,7	5,6
Проксимальная ширина	3,3–3,7	3,6	3,1–3,4	3,3	3,8–4,0	3,9	3,1–3,4	3,3	4,8
Обхват диафиза	9,9–11,0	10,6	9,0–10,0	9,3	11,0–11,5	11,3	9,9–10,0	9,9	14,0
Дистальная ширина	2,4–3,5	3,0	2,5–2,8	2,7	3,2–3,5	3,3	2,9–3,0	2,9	4,3
Задняя конечность									
1 и 2-я фаланги									
Длина	6,7–7,5 (3,0–5,1)	7,0 (4,5)	6,4–7,2 (4,4–4,9)	6,8 (4,6)	6,0–7,0 (4,2–4,7)	6,3 (4,5)	5,9–6,3 (3,9–4,2)	6,2 (4,1)	8,3 (5,6)
Проксимальная ширина	3,0–3,5 (3,0)	3,3	2,8–3,2 (3,1)	3,0	3,7–3,8 (3,5)	3,7	3,0–3,2 (3,1)	3,1	4,4 (4,3)
Обхват диафиза	10,0–11,4 (9,0–11,2)	10,4 (9,9)	8,6–9,5 (8,0–9,0)	9,1 (8,7)	10,5–11,1 (10,0–11,1)	10,8 (10,8)	— (9,0–9,5)	9,5 (9,3)	13,2 (9)
Дистальная ширина	2,9–3,5 (2,4–3,0)	3,2 (2,7)	2,7–3,1 (2,4–2,7)	2,9 (2,6)	3,3–3,4 (2,8–2,9)	3,3 (2,9)	3,0–3,1 (2,5–2,6)	3,1 (2,6)	4,4 (3,5)

Таблица 19. Размеры и пропорции бедренной кости (femur) у различных форм рода Bison

Измерения и индексы	B. bonasus bonasus L.				B. bonasus caucasicus Satunin	
	Самцы		Самки		Самец	Самка
	Lim (n=26)	M	Lim (n=10)	M	(n=1)	(n=1)
Наибольшая длина бедра, см	41,4–48,8	43,5	38,8–41,4	39,8	41,4	38,6
Отношение к длине бедра, %						
его проксимальной ширины	27,2–32,9	30,4	27,9–30,4	29,2	31,4	33,2
его наименьшей ширины диафиза	9,1–11,2	9,9	9,2–10,3	9,9	10,3	10,3
его дистальной ширины	22,7–29,3	25,5	23,8–26,0	24,4	27,6	27,6
его дистального поперечника	30,2–36,0	32,5	31,7–34,5	33,5	34,6	34,4

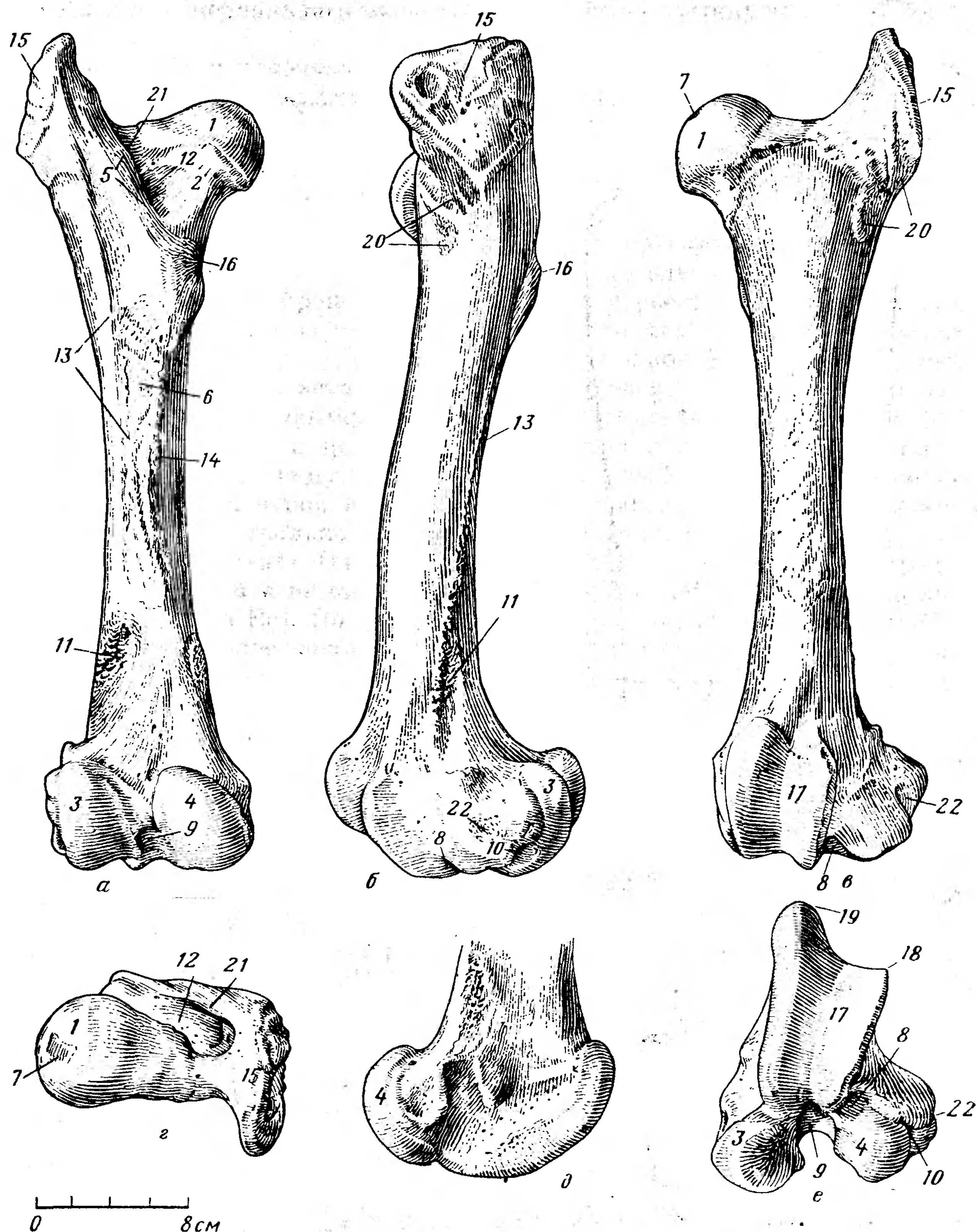
Измерения и индексы	B. bison bison L.				B. priscus Boj. (короткорогая форма)	
	Самцы		Самки		Самцы	
	Lim (n=4)	M	Lim (n=2)	M	Lim (n=2)	M
Наибольшая длина бедра, см	39,3–43,5	41,4	36,5–38,7	37,6	47,8–48,9	48,4
Отношение к длине бедра, %						
его проксимальной ширины	33,5–37,3	35,5	32,6–33,8	33,2	35,9–36,6	36,3
его наименьшей ширины диафиза	10,5–12,1	11,3	10,3–11,5	10,9	11,4–11,9	11,6
его дистальной ширины	27,5–29,8	28,1	26,4–27,1	26,7	27,6–29,1	28,4
его дистального поперечника	33,5–38,8	36,3	36,2–36,5	36,3	36,5–38,3	37,4

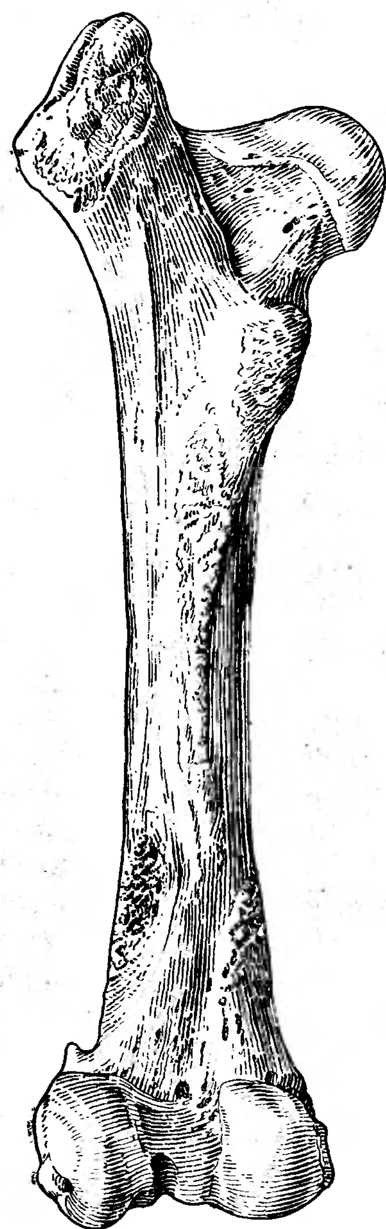
Рис. 86. Левая бедренная кость (os femoris) зубров

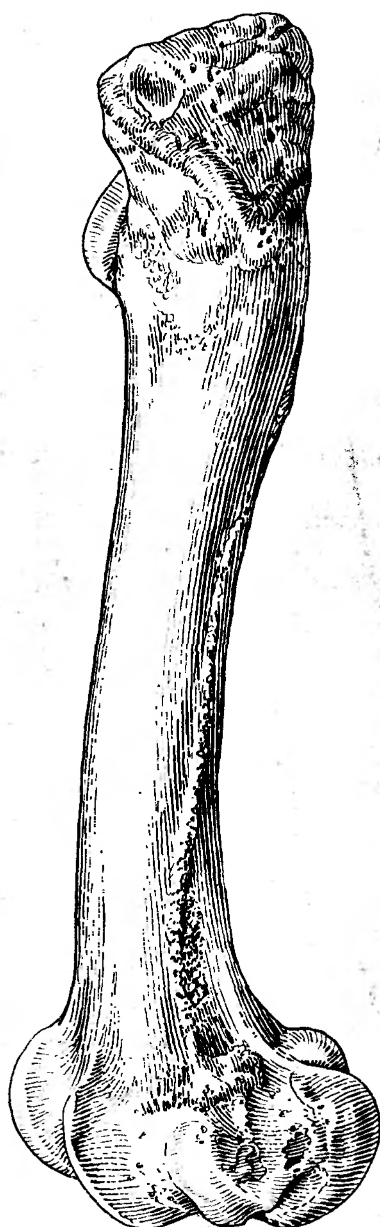
а—е — самка;
а — сзади;
б — с латеральной стороны;
в — спереди;
г — с проксимального конца;
д — дистальный конец с медиальной стороны;
е — с дистального конца;
1 — caput femoris (головка бедренной кости);
2 — collum femoris (шейка бедренной кости);
3 — condylus lateralis (латеральный мыщелок);
4 — condylus medialis (медиальный мыщелок);
5 — crista intertrochanterica (межвертлужный гребень);
6 — facies aspera (шероховатая поверхность);
7 — fovea capitis (ямка головки бедра, для круглой связки);
8 — fossa extensoria (разгибательная ямка);
9 — fossa intercondyloidea (межмыщелковая ямка);
10 — fossa musculi poplitei (ямка подколенной мышцы);
11 — fossa plantaris (плантарная ямка);
12 — fossa trochanterica (вертлужная ямка);
13 — labium laterale (латеральная губа);
14 — labium mediale (медиальная губа);
15 — trochanter major (большой вертел);
16 — trochanter minor (малый вертел);
17 — trochlea patellaris (блок для коленной чашки и его латеральный (18) и медиальный (19) гребни;
20 — шероховатость для малой и добавочной ягодичных мышц;
21 — бугорок для m. quadratu femoris;
22 — ямка для m. peroneu longus

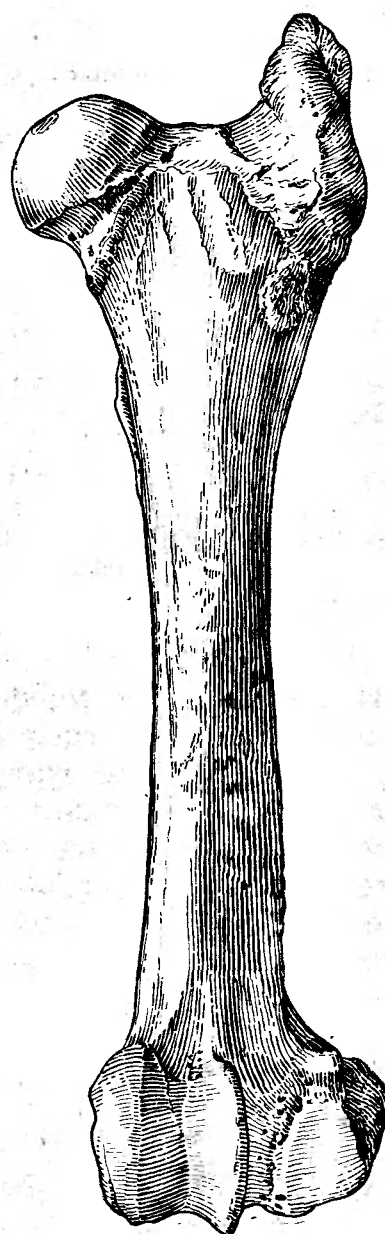
Сравнивая строение бедренной кости всех трех форм, можно отметить, что бедро B. priscus Boj. является как бы исходной формой для современного бизона и зубра. В целом бедренная кость зубра массивнее, чем у тура, у которого она более вытянута. Наблюдаются также отдельные различия в строении большого вертела бедра — у тура он шире в проксимальной части и расположен выше уровня головки бедра, в то время как у зубра он лишь достигает уровня головки бедра. Помимо этого, ось головки и шейки бедра по отношению к продольной оси бедра у зубра располагается под углом 18—20°, в то время как у тура она была более круто отклонена — под углом 30—35°. Малый вертел бедра у зубра расположен выше, чем у тура. Мыщелки дистального конца бедренной кости зубра несколько шире, чем у тура [Бибикова, 1958].

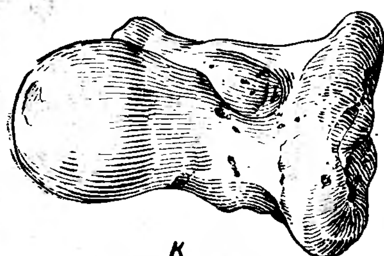
Большая берцовая кость (tibia) (рис. 88, табл. 20). По абсолютной длине эта кость больше у B. priscus Boj., tibia зубра приближается по размерам к таковой у B. priscus Boj.; берцовая кость бизона наиболее коротка и абсолютно и относительно. По массивности голень бизона ближе к таковой первобытного бизона. Большая берцовая кость зубра стройнее в диафизе. Crista tibiae у зубра выступает острее, а у бизона и первобытного бизона он шире и массивнее. Поверхность, к которой прикрепляется m. semitendinosus, имеет одинаковое строение для всех трех форм, причем crista tibiae доходит примерно до середины большой берцовой кости, а затем исчезает. Это свойственно в большой мере зубру и подтверждается исследованиями Бибиковой [1958]. У бизона основной своей частью гребень голени не достигает середины кости, но его линия четко прослеживается до дистального эпифиза. Строение сочленовных поверхностей у трех видов одинаково. У тура гребень кости значительно длиннее, чем у зубра, и более заострен к вершине. Разнится и строение суставных поверхностей проксимального эпифиза. Поверхности

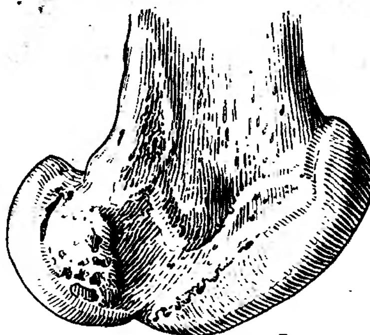

15
21
1
12
5
2
16
13
6
14
11
3
4
9
а
15
20
16
13
11
3
22
8
10
б
7
1
15
20
17
22
8
в
12
21
1
7
15
г
4
д
19
18
17
8
22
3
9
4
10
е
0
8см


ж


з


и


к
0 8 см


л


м

вентрального и медиального мыщелка у тура более вытянуты назад, чем у зубра.

Пяточная кость (*calcaneus*) (рис. 89). Пяточная кость у зубра, бизона и первобытного бизона мало различима. Отличием в строении этой кости у зубра и тура служит различное соотношение длины и ширины фасеток для сочленения с боковой фасеткой таранной кости и фасетки для центральной предплюсневой кости [Бибикова, 1958].

Таранная кость (*talus*) (рис. 90). По строению суставных поверхностей и пропорциям эта кость одинакова у всех сравниваемых представителей рода Bison. Незначительная разница в абсолютных размерах, а в отдельных случаях и пропорциях, а также в строении сочленовных поверхностей не выходит за пределы изменчивости. Однако у тура астрагал более массивен, чем у зубра. По данным Бибиковой [1958], наиболее характерным отличием астрагала зубра от такового у тура является наличие у первого на плантарной стороне дополнительной маленькой фасетки для сочленения с центрально-кубовидной костью, которая вплотную примыкает к нижнему краю латерального отдела задней сочленовной поверхности для пяточной кости. У тура на плантарной поверхности кости фасетка для центрально-кубовидной кости отсутствует.

Плюсна (*matatarsus*) (рис. 91—93; табл. 21). У представителей рода Bison длиннее пясти и не столь массивна. Наибольшей длины плюсна достигает у B. priscus Boj. По размерам к ней приближается плюсна зубра, у бизона она наиболее короткая. Однако у бизона она несколько массивнее, чем у зубра, наиболее массивна плюсневая кость. B. priscus Boj. Черты строения плюсны у всех трех видов существенно не различаются. Следует отметить довольно широкий размах изменчивости этой кости,

Окончание подписи к рис. 86

ж — М — самец;
ж — сзади;
в — с латеральной стороны;
и — спереди;
к — с проксимального конца;
л — дистальный конец с медиальной стороны;
м — с дистального конца

Рис. 87. Мыщелки (а, б) и головки (в, г) бедренной кости у зубра B. bonasus (а, в) и бизона B. bison (б, г)

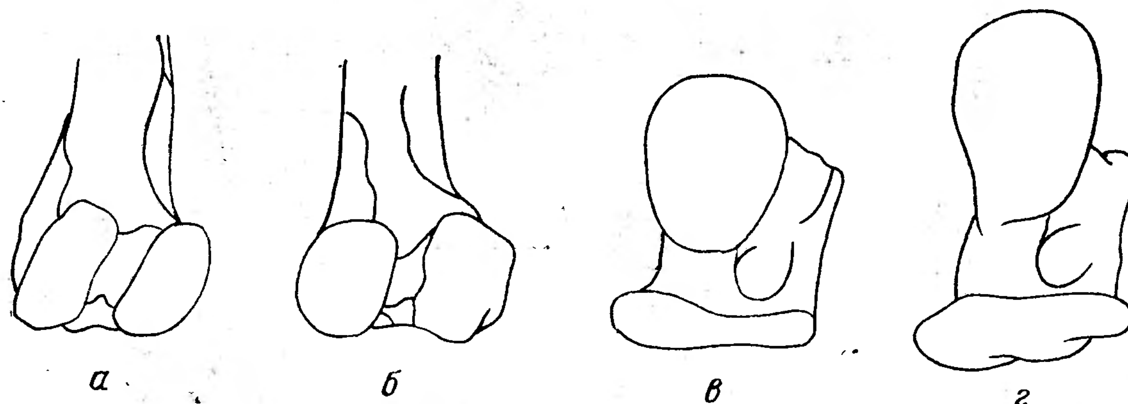
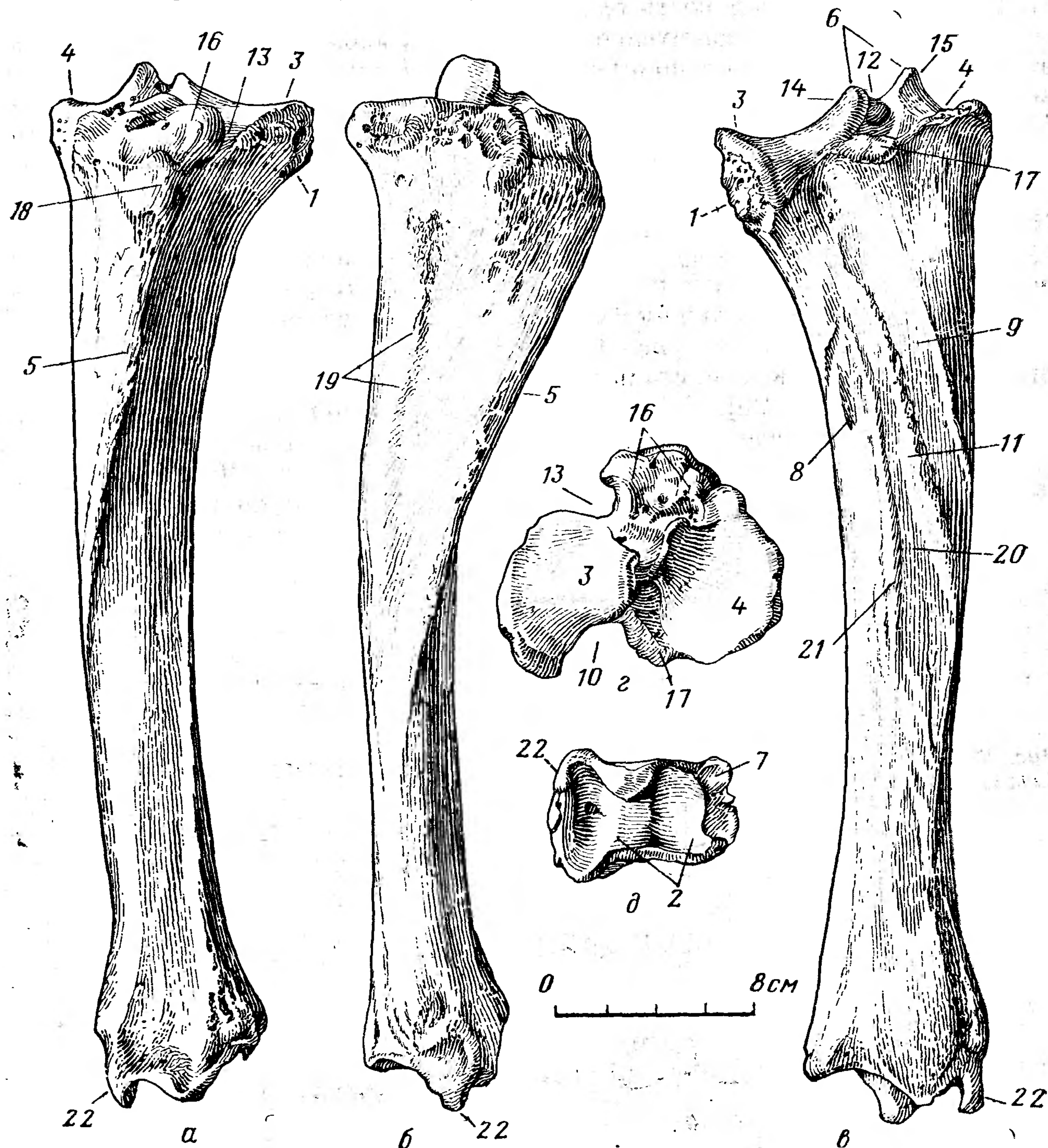
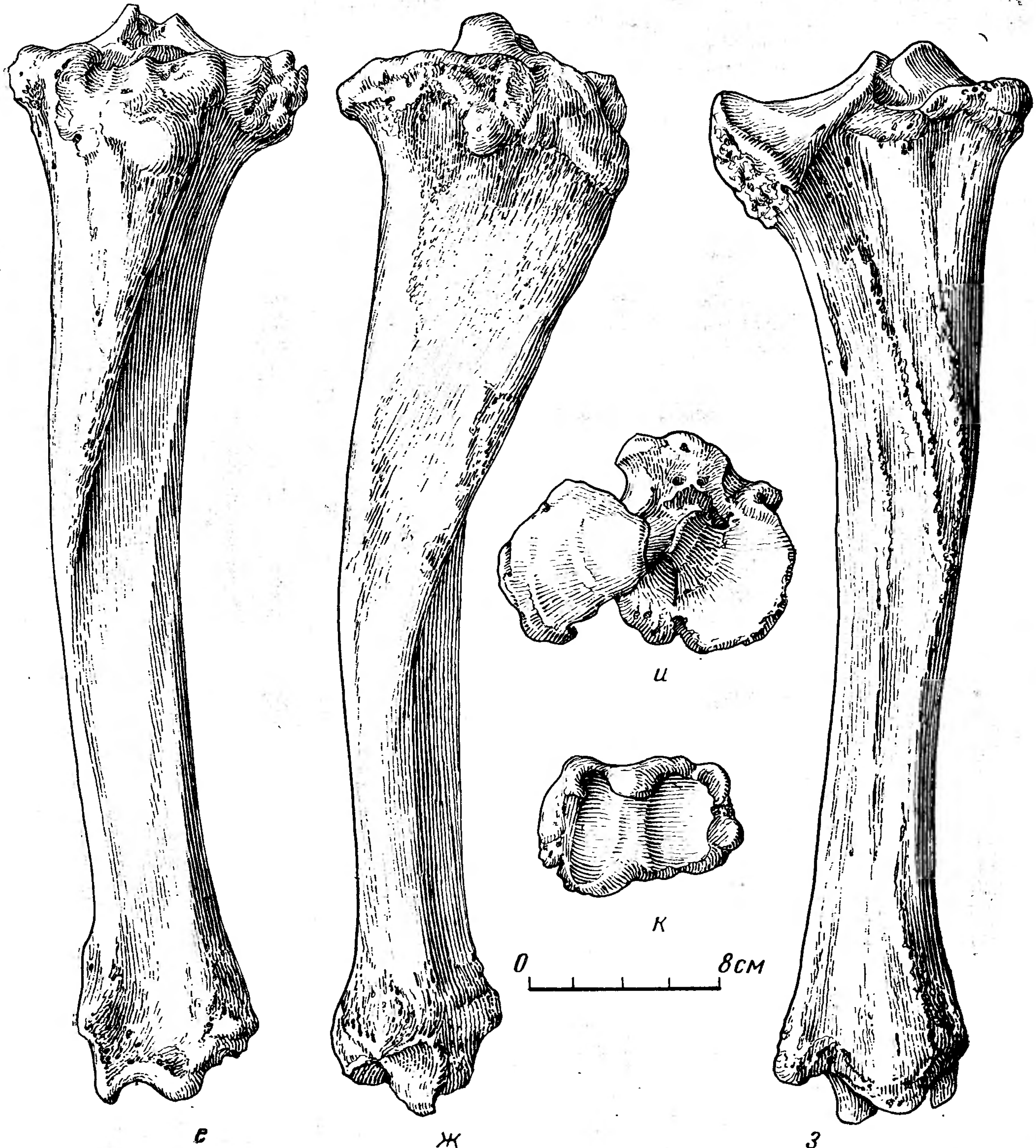


Рис. 88. Кость левой голени (ossa cruris) зубров

а — *д* — самка;
е — *к* — самец;
а, *е* — спереди;
б, *ж* — с медиальной стороны;
в, *з* — сзади;
г, *и* — с проксимального конца (передняя сторона сверху);
д, *к* — с дистального конца (передняя сторона сверху);
1 — capitulum fibulae (головка малой берцовой кости);
2 — cochlea tibiae (блоковидная суставная поверхность);
3 — condylus lateralis (латеральный мыщелок);
4 — condylus medialis (медиальный мыщелок);
5 — crista tibiae (гребень большой берцовой кости);
6 — eminentia intercondyloidea (межмыщелковое возвышение);
7 — facies articularis ossis malleoli lateralis (суставная поверхность латеральной лодыжковой кости);
8 — foramen nutritium (сосудистое отверстие);
9 — fossa musuli poplitei (ямка подколенной мышцы);
10 — incisura poplitea (подколенная вырезка);



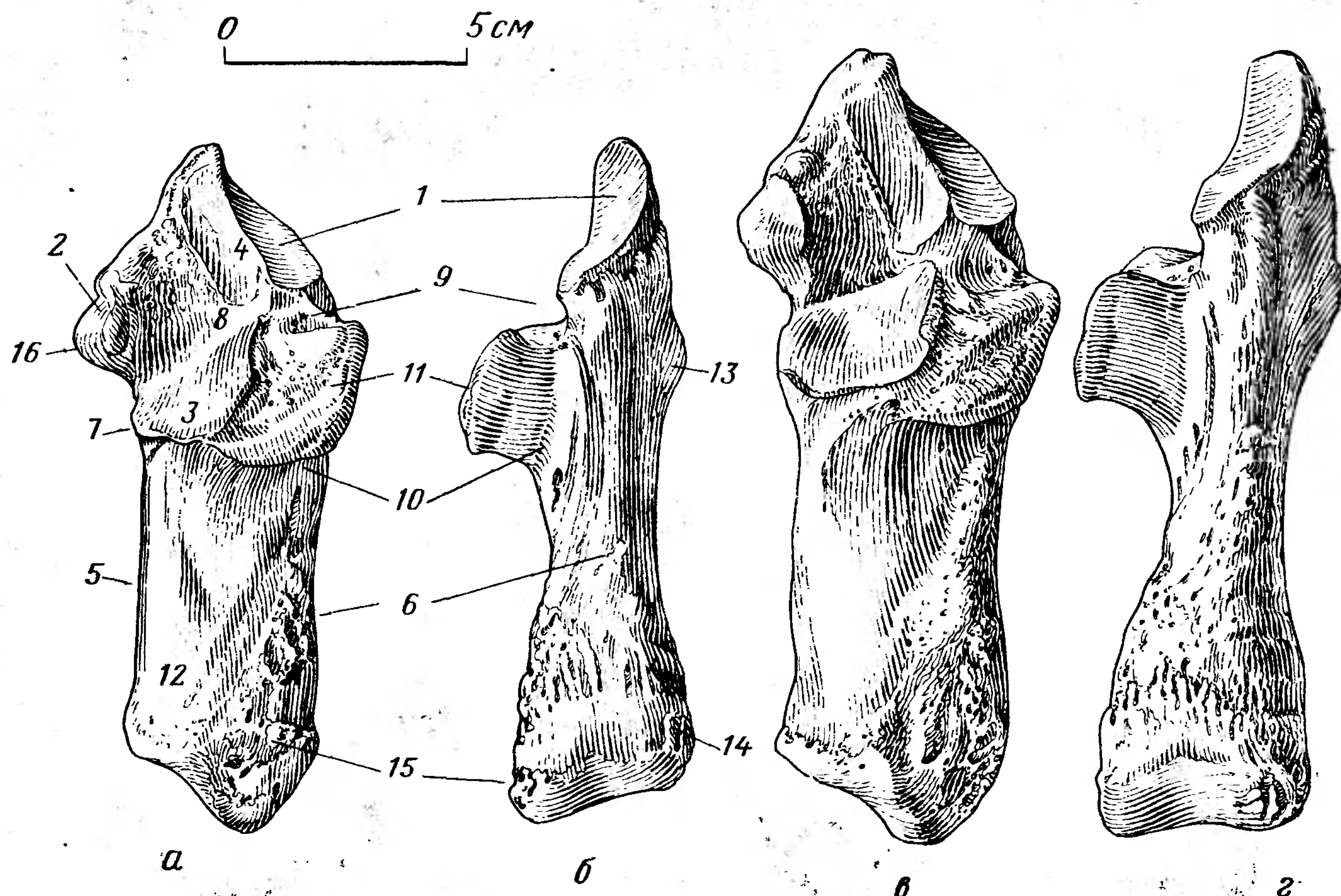
11 — linea m. solei (s. poplitea) (линия пяточной мышцы);
12 — sulcus intercondyloideus (межмыщелковый желоб);
13 — sulcus muscularis (мускульный желоб);
14 — tuberculum intercondyloideum laterale (латеральный межмыщелковый бугорок);
15 — tuberculum intercondyloideum mediale;
16 — tuberositas tibiae (шероховатость большой берцовой кости);
17 — бугорок для крестовидной связки коленного сустава;
18 — ямка для средней прямой связки коленной чашки;
19 — мускульная линия для прикрепления mm. gracilis anterior et posterior и m. semitendinosus;
20 — поверхность для отхождения m. fl. digitorum tibialis;
21 — шероховатая линия, разделяющая отхождения большеберцового и малоберцового сгибателей пальцев;
22 — malleolus medialis (медиальная лодыжка)



особенно у первобытного бизона. Плюсневая кость зубра массивнее, чем у тура. Проксимальная поверхность плюсны зубра квадратная, а у тура трапециевидная. Очертания диафиза кости у тура и зубра также различны — у тура диафиз кости постепенно расширяется к дистальному концу, у зубра этот переход обозначен резче. У зубра отверстие канала,

Рис. 89. Левые пяточные кости (calcaneus, s. os tarsi fibulare) зубров

а, б — самка;
в, г — самец;
а, в — с медиальной стороны;
б, г — с плантарной стороны;
1 — facies articularis cuboidea, s. occis tarsi quartum (суставная поверхность для кубовидной части центральной предплюсневой кости);
2 — facies articularis malleolaris (лодыжечная суставная поверхность);
3 — facies articularis talaris posterior (задняя таранная суставная поверхность);
4 — facies articularis talaris media;
5 — margo dorsalis (дорзальный край);
6 — processus coracoideus;
7 — margo plantaris;
8 — sinus tarsi (пазуха предплюсны);
9 — sulcus calcanei (борозда пяточной кости);
10 — sulcus tendinis musculi flexoris hallucis longi (желоб для сухожилия длинного сгибателя большого пальца стопы);
11 — sustentaculum tali (опора таранной кости);
12 — tuber calcanei (бугор пяточной кости);
13 — tuberositas et fossa lateralis ligamenti (бугристость и ямка для латеральной связки);
14 — tuberositas lateralis tuberis calcanei (латеральная бугристость бугра пяточной кости);
15 — tuberositas medialis tuberis calcanei (медиальная бугристость бугра пяточной кости);
16 — processus malleolaris



соединяющего плантарный и дорзальный сосудистый желоб, крупнее, чем у тура [Бибикова, 1958].

Фаланги (*phalanx*) (см. табл. 18). Первые и вторые фаланги конечностей длиннее и менее массивны, чем аналогичные фаланги передних конечностей; напротив, третьи фаланги задних конечностей несколько коро-

Рис. 90. Левая таранная кость (talus, s. astragalus, s. os tarsi tibiale) зубров

Сверху — самка, снизу — самец: *а* — с плантарной поверхности; *б* — с медиальной стороны; *в* — с передней (дорзальной) поверхности; *г* — с латеральной стороны (проксимальный конец сверху); *1* — facies articularis calcaneae, s. trochlea distalis (суставная поверхность пяточной кости); *2* — labium laterale trochleae distalis tali (латеральная губа дистального блока таранной кости); *3* — labium laterale trochleae tibialis tali (латеральная губа большеберцового блока таранной кости); *4* — labium mediale trochleae distalis tali; *5* — labium mediale trochleae tibialis tali; *6* — trochlea distalis tali (дистальный блок таранной кости); *7* — trochlea tibialis (s. proximalis) tali (большеберцовый блок пяточной кости); *8* — sinus tarsi (пазуха предплюсны); *9* — поверхности для прикрепления связок

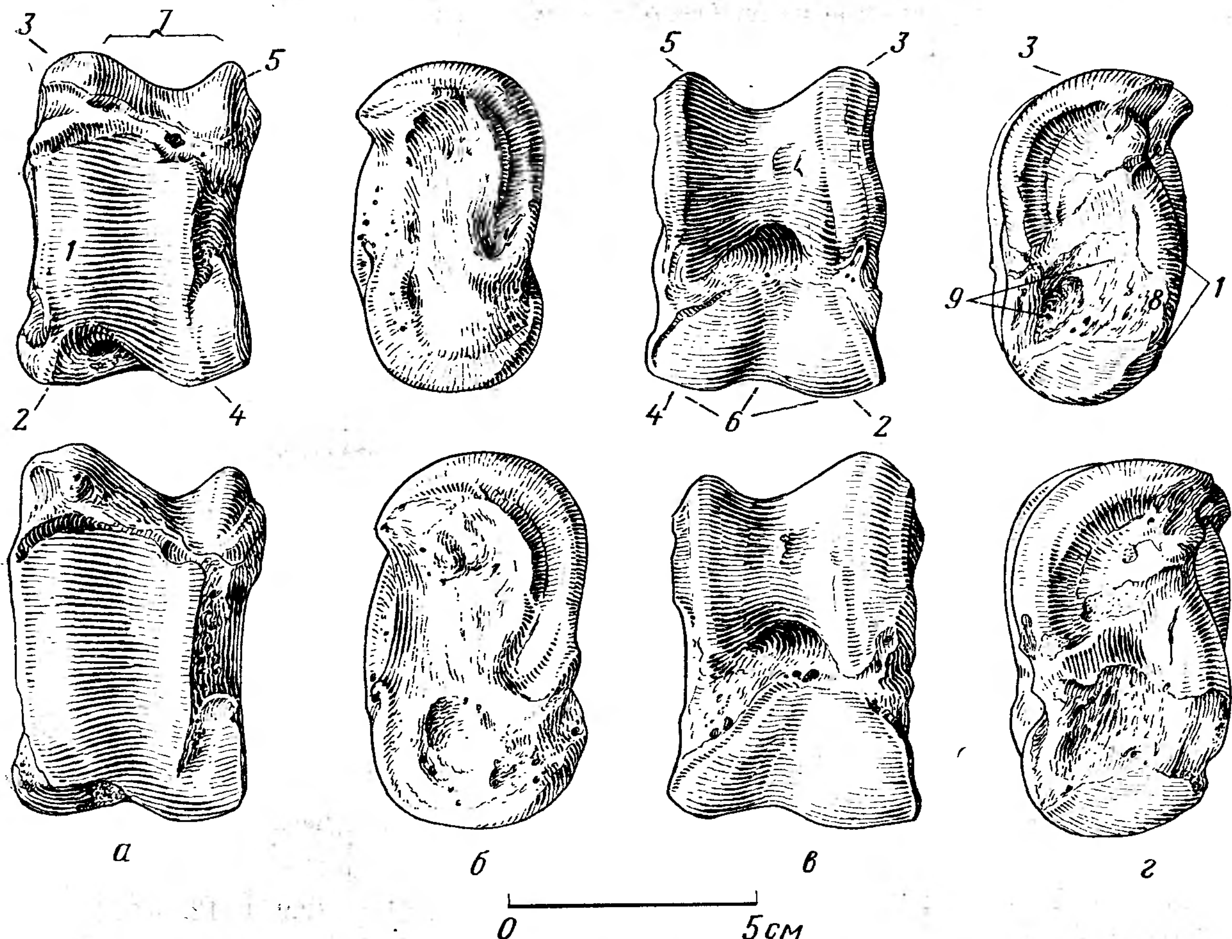


Таблица 20. Размеры и пропорции большой берцовой кости (tibia) у различных форм рода Bison

Измерения и индексы	B. bonasus bonasus L.				B. bonasus caucasicus Satunin	
	Самцы		Самки		Самец	Самка
	Lim (n=26)	M	Lim (n=10)	M	n=1	n=1
Длина большой берцовой кости, см	41,7–47,3	44,4	40,2–42,8	41,0	42,4	40,0
Отношение к длине большой берцовой кости, %						
ее проксимальной ширины	25,1–30,0	27,2	24,0–27,1	25,7	29,0	28,5
ее проксимального поперечника	19,4–26,1	21,8	19,4–22,0	20,7	24,5	22,7
обхвата диафиза	32,8–36,8	34,5	31,6–34,5	33,1	35,5	34,8
ее дистальной ширины	14,7–18,4	16,3	15,1–17,3	16,0	18,2	17,2
ее дистального поперечника	10,1–13,7	11,5	10,5–11,8	11,0	11,8	11,8

Измерения и индексы	B. bison bison L.				B. priscus Boj. (короткорогая форма)	
	Самцы		Самки		Самцы	
	Lim (n=4)	M	Lim (n=2)	M	Lim (n=3)	M
Длина большой берцовой кости, см	39,6–41,0	40,5	35,9–38,9	37,4	44,3–47,9	46,1
Отношение к длине большой берцовой кости, %						
ее проксимальной ширины	30,1–33,9	31,1	27,7–28,3	28,0	30,1–30,7	30,5
ее проксимального поперечника	22,9–26,6	24,3	21,4–21,6	21,5	25,3–25,7	25,6
обхвата диафиза	38,8–41,4	39,7	36,5–39,0	37,7	39,3–40,7	40,0
ее дистальной ширины	18,2–20,0	18,8	17,8–18,2	18,0	18,2–19,2	18,7
ее дистального поперечника	12,0–14,6	13,1	12,8–13,1	12,9	12,2–14,7	14,0

че таковых передних конечностей. Можно отметить, что по абсолютной длине и массивности фаланги B. priscus Boj. стоят на первом месте. Фаланги бизона короче и более массивны, чем у зубра.

Очень сильная изменчивость размеров фаланг создает большие трудности при определении. Третьи фаланги практически неразличимы.

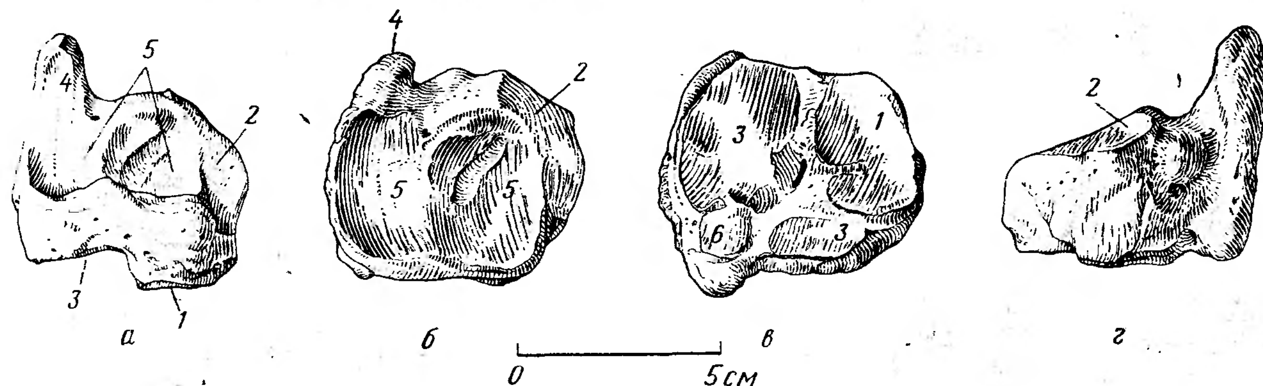
Конечности в целом (табл. 22).

1. У всех бизонов, как и у большинства копытных, задние конечности длиннее передних. Соотношение длины задних и передних конечностей и их элементов (бедро — плечо — лучевая и большая берцовая кость и т. д.) у всех представителей рода одинаково. Однако длина конечностей по отношению к длине туловищного отдела позвоночника различна. Наиболее «длинноног» зубр. Первобытный бизон занимает промежуточное положение. Наиболее короткие конечности у степного бизона.

2. Все кости конечностей у современного бизона несколько массивнее, чем у зубра. В то же время среди зубров несколько более массивным костяком пояса передних конечностей отличается кавказский подвид, что, впрочем, не выходит за пределы изменчивости для всего вида. Кроме того, кости конечностей у этого подвида несколько короче, чем у литовского зубра, что, видимо, связано, с его обитанием в горах. Более мощно развитый пояс конечностей и относительно меньшая длина дают преимущества при лазании в горах. Подобные же отличия можно наблюдать между равнинными и горными формами баранов (Ovis nivicola), обитающих в Корякском нагорье [Чернявский, 1964], а также между равнинными и горными формами козлов (Capra).

Рис. 91. Левая центральная предплюсневая кость (os centrotarsale, s. cuboscafoideum, s. naviculocuboideum=t. centrale+t. dist. IV) зубра (самка)

а — с передней (дорзальной стороны);
б — с проксимальной поверхности (передний край снизу);
в — с дистальной поверхности (передний край сверху);
г — с задней (плантарной) стороны;
1 — facies articularis metatarsalis (суставная поверхность для плюсневой кости);
2 — facies articularis calcanea (суставная поверхность для пяточной —кости);
3 — facies articularis ossis tarsale tertium (суставная поверхность для III дистальной плюсневой кости);
4 — processus talocaudalis;
5 — facies articularis talaris (суставная поверхность для таранной кости);
6 — facies articularis ossis tarsi primum



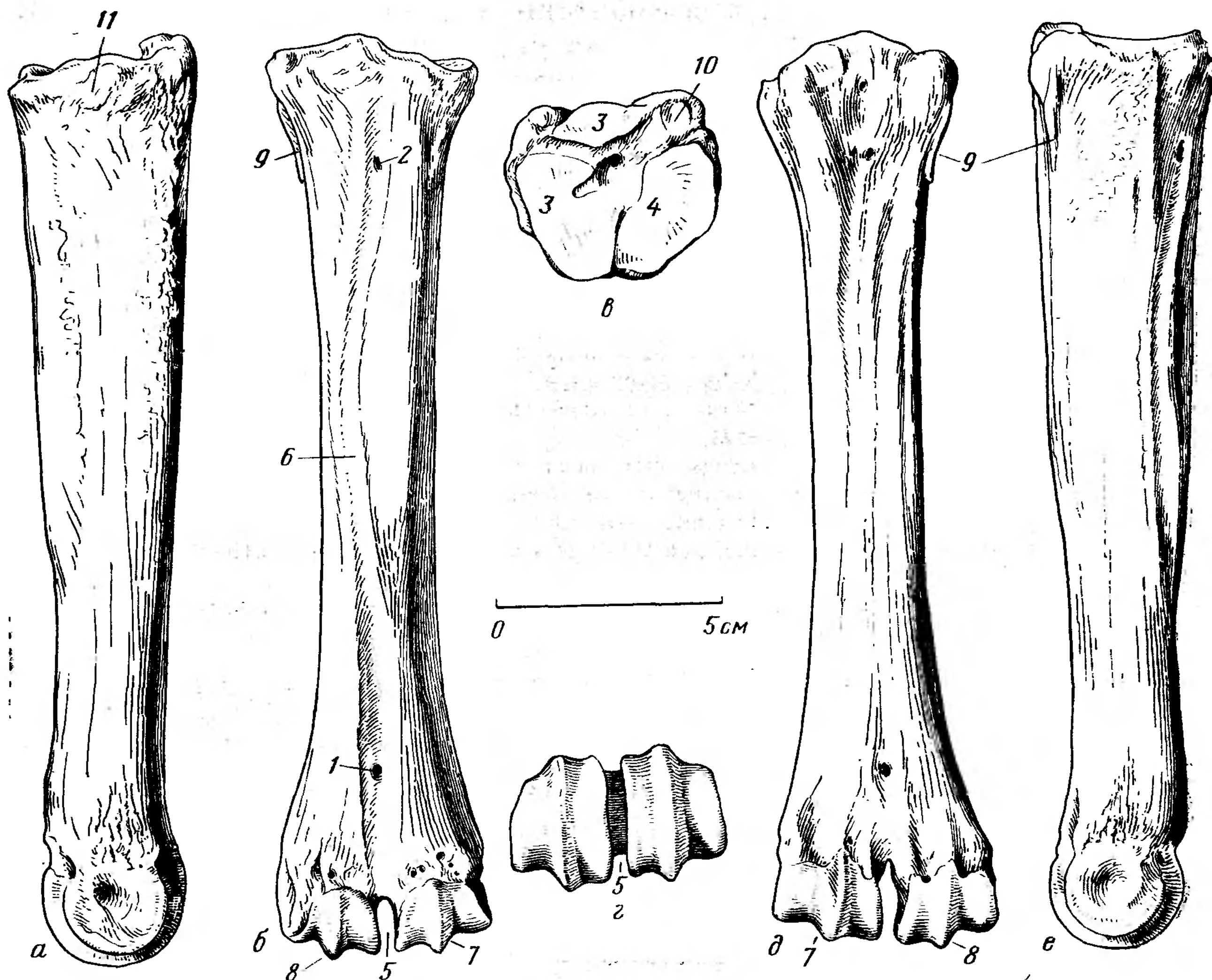
3. Постановка конечностей у степного бизона отлична от такового у B. priscus Boj. и зубра. Задние конечности как бы подобраны вперед, а передние, более мощные и короткие, несколько отставлены назад, при этом создается большая дугообразность спины у степного бизона.

4. Привлекает внимание и некоторая удлиненность головки бедра у бизонов в отличие от зубра. Более ярко удлиненность головки бедра выражена у животных, передвигающихся прыжками и галопом, в частности у кабарги, тушканчиков и других бипедальных форм, например, динозав-

Рис. 92. Правая плюсневая кость (os metatarsale III+IV) самки зубра

а — с медиальной стороны;
б — спереди;
в — с проксимального конца;
г — с дистального конца;
д — сзади;
е — с латеральной стороны;

1 — canalis metatarsi distalis;
2 — canalis metatarsi proximalis;
3 — facies articularis ossis centrotarsali;
4 — facies articularis ossis tarsale tertium;
5 — incisura intercondylaris;
6 — sulcus longitudinalis dorsalis;
7 — trochlea metatarsi III;
8 — trochlea metatarsi IV;
9 — рудимент os metatarsale V;
10 — facies articularis ossis tarsi primum;
11 — связочный бугор



ров [Виноградов, 1934; Флеров, 1962]. Отмечалось, что удлиненность головки бедра свидетельствует о большем однообразии движения конечности в передне-заднем направлении. Подобное положение в какой-то степени может быть применено и по отношению к бизону, так как это степное животное, несмотря на более мощное сложение тела и относительную коротконогость, в большей степени, чем зубр, способно к длительному и быстрому передвижению галопом и вообще к длительному перемещению на значительные расстояния [Garetson, 1938; Seton, 1929].

Общие замечания о посткраниальном скелете. На основании сравнительно-остеологического анализа скелетов современных и ископаемых форм рода Bison можно отметить следующее.

Рис. 93. Левая плюсневая кость самца зубра

а — с медиальной стороны; *б* — сзади; *в* — с проксимального конца; *г* — с дистального конца; *д* — спереди; *е* — с латеральной стороны

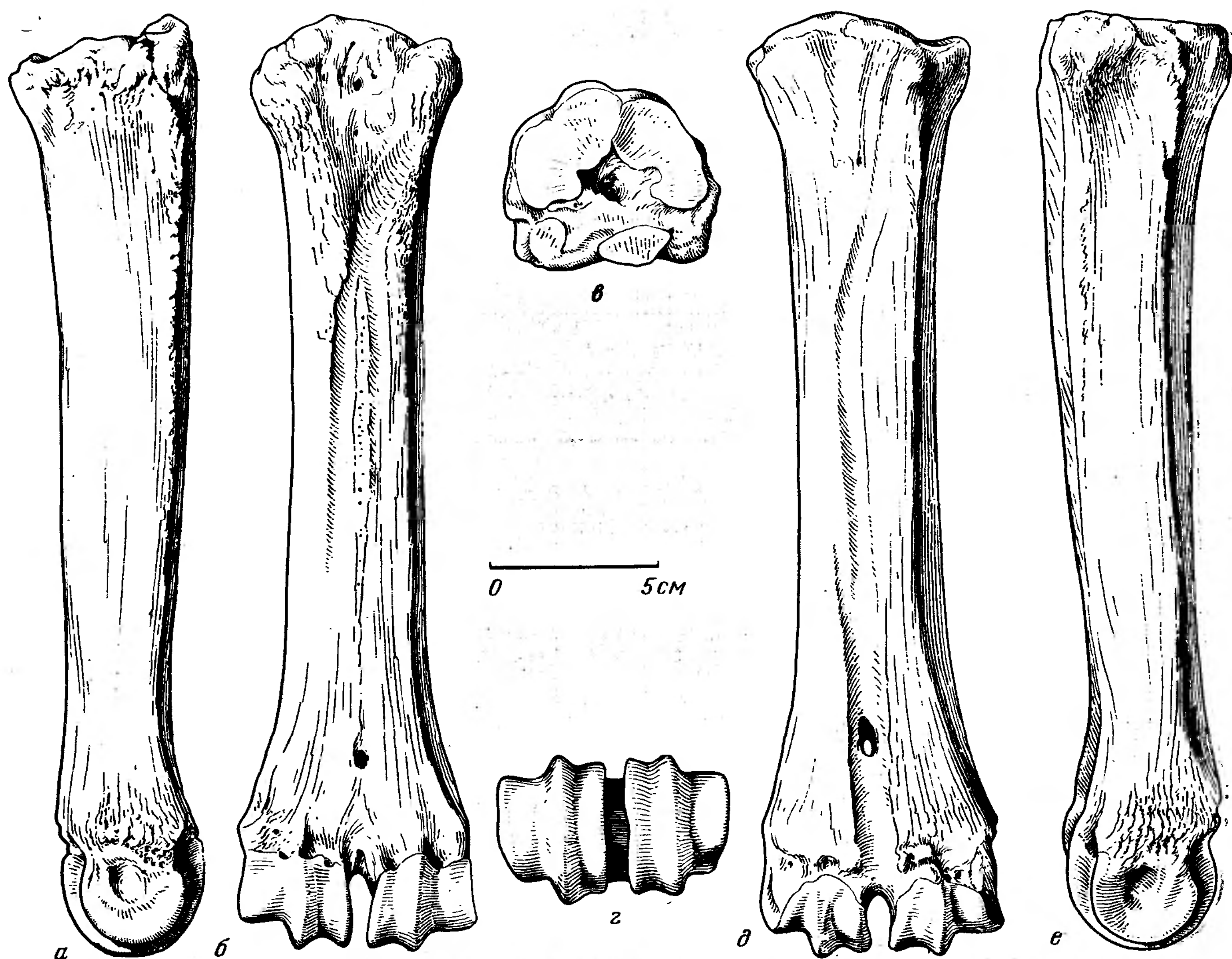


Таблица 21. Размеры и пропорции плюсневой кости (metatarsus) у различных форм Bison

Измерения и индексы	B. bonasus bonasus L.				B. bonasus caucasicus Satunin	
	Самцы		Самки		Самец	Самка
	Lim (n=26)	M	Lim (n=10)	M	n=1	n=1
Наибольшая длина плюсны, см	23,2–26,4	25,2	24,3–26,1	24,9	25,2	24,3
Отношение к длине плюсны, %						
проксимальной ширины	20,9–24,6	22,9	19,7–21,7	20,8	23,4	20,9
проксимального поперечника	18,4–21,6	19,5	16,8–19,4	18,4	19,5	19,3
наименьшей ширины диафиза	13,8–16,5	14,6	11,7–13,1	12,4	14,6	12,7
дистальной ширины	23,8–27,9	25,5	22,6–25,0	23,6	26,1	24,6
дистального поперечника	14,7–17,0	15,6	14,8–15,9	15,3	16,0	15,6

Измерения и индексы	B. bison bison L.				B. priscus Boj. (короткорогая форма)	
	Самцы		Самки		Самцы	
	Lim (n=4)	M	Lim (n=2)	M	Lim (n=7)	M
Наибольшая длина плюсны, см	23,6–24,5	24,1	23,5–25,8?	24,6?	26,7–30,7	28,5
Отношение к длине плюсны, %						
проксимальной ширины	23,3–29,3	25,5	21,3–21,7	21,5	21,5–27,6	24,9
проксимального поперечника	20,8–22,4	21,6	18,6–19,3	19,1	20,4–25,0	22,8
наименьшей ширины диафиза	13,5–17,5	15,3	12,4–12,7	12,5	14,8–17,0	16,0
дистальной ширины	27,0–28,9	27,6	23,6–25,5	24,5	26,3–20,7	28,4
дистального поперечника	16,8–17,1	16,6	14,4–14,7	14,5	13,4–18,0	16,1

Таблица 22. Относительная длина конечностей

Индекс	B. bonasus		B. bison		B. priscus
	Lim ♂/♀ n=26/n×11	M	Lim ♂/♀ n=4/n=2	M	Самец M (n=2)
Отношение к длине туловищного отдела позвоночника, %					
длины передней конечности (плечо + лучевая кость + + пясть)	58,2–67,0	62,7	53,6–56,6	55,7	56,2
	61,0–65,0	63,0		57,0	
длины задней конечности (бедро + берцовая кость + + плюсна)	72,9–86,8	77,9	65,7–69,7	67,6	71,7
	77,0–82,0	80,0		70,0	

1. Исходным типом скелета для ныне живущих представителей рода обладал Bison priscus Boj. Его скелет наиболее массивен, однако отдельные черты его строения в той или иной степени прослеживаются у современных видов. В связи с этим необходимо также отметить сильную изменчивость размеров костей скелета первобытного бизона.

2. Общее направление развития скелета от исходного типа к современным формам шло по линии измельчения, что в свою очередь связано с резким сокращением ареала первобытного бизона к концу плейстоцена [Громова, 1935, 1964; Флеров, 1965а]. Вместе с тем развитие скелетов современных форм шло двумя основными путями:

I. Линия степных бизонов

Сохранение общей массивности костяка, присущей первобытному бизону, вместе с тем явное укорочение конечностей и в связи со способом питания (исключительно травоядное) изменение кривизны позвоночного столба при некотором увеличении длины остистых отростков позвонков; бочкообразность грудной клетки, относительно большая широколобость черепа, но довольно сильное измельчение роговых стержней.

II. Линия лесных зубров.

Сохранение общей формы, присущей скелету B. priscus Boj., но облегчение его, уплощение грудной клетки, что придает более стройные очертания скелету (в связи с обитанием в лесу), облегчение и уменьшение размеров черепа и измельчение роговых стержней (но не до такой степени, как у B. bison). Некоторое усиление плечевого пояса скелета на фоне общего измельчения и облегчения последнего у кавказского зубра, что, как было указано, связано с его обитанием в горах.

3. Особенностью скелета представителей рода Bison являются огромные остистые отростки у последних шейных и в особенности грудных позвонков. Наиболее сильного развития достигают они у американского степного бизона и у B. priscus. Сильное развитие остистых отростков позвонков можно встретить в некоторых группах современных и вымерших млекопитающих: индийский гаур (Bibos gaurus L.), гигантский ископаемый олень (род Megaloceros), ископаемый степной носорог эласмотерий (Elasmotherium sibiricum Fischer), гигантские ископаемые свиньи энтелодоны (Entelodontidae).

Многие авторы, описывая это явление в различных группах, объясняли развитие длинных остистых отростков большими размерами головы, а в связи с этим и сильным развитием шейной мускулатуры и мускулатуры плечевого отдела [Боголюбский, 1936; Peterson, 1909; Koch, 1932; Romer, 1966]. В частности, Кох давал подобное объяснение для остистых отростков позвонков зубра. В результате работ, проведенных В. Я. Броваром [1935, 1940], было установлено, что длинные остистые отростки развиваются лишь у животных, обладающих жестким типом позвоночника, мало способным к флексии (к таковым и относятся перечисленные выше формы). Он установил, что остистые отростки области холки служат органом жесткости позвоночника, препятствуя в этом месте его изгибу вверх. Отмечая связь между размерами остистых отростков и весом головы (в частности, у Bovinae), Бровар пишет, что «при жестком на флексию позвоночнике, т. е. способном к ограниченной деформации, вес головы увеличивает изгибающие силы и тем самым способствует удлинению остистых отростков холки и развитию ее связок» [Бровар, 1940].

Польские зоологи [Wojceich, Roskosz, 1961] посвятили этому вопросу специальные исследования, в которых они сравнивают вес головы зубра и ватусси (Bos taurus macroceros L.) и величину их остистых отростков. Эти авторы указывают, что хотя вес головы ватусси в некоторых случаях превышал вес головы зубра, остистые отростки позвонков ватусси были несколько короче таковых у зубра. Вероятно, на величину остистых отростков влияет целый комплекс факторов, более подробно этот вопрос рассмотрен далее (часть вторая, глава IV).

4. Необходимо отметить и некоторые особенности скелета зубра в связи с половым диморфизмом, поскольку на современном материале сравнительно легко можно отличить самца и самку зубра даже по посткраниальному скелету. Однако при рассмотрении ископаемого материала, в особенности когда он невелик и фрагментарен, палеонтологи испытывают затруднения. Нередко появляются суждения о двух совместно существующих формах B. priscus — крупной и мелкой, остатки которых найдены в одном местонахождении. Как и у большинства копытных, основным показателем отличия в строении посткраниального скелета самцов и самок зубра служат абсолютные размеры и пропорции отдельных костей (см. таблицы и рисунки). И. И. Соколов указывал следующие основные особенности скелета самок зубров [Соколов, 1971, с. 208]:

остистые отростки первых грудных позвонков короче, чем у самцов; высота самого длинного из них редко составляет 20% длины позвоночника;

лопатка более короткая, однако по относительной ширине она не уступает таковой у самцов;

широкий таз; у самок зубров на уровне суставных впадин ширина его составляет как правило не меньше половины его длины, а у бизонок еще больше;

относительно более длинные метаподии — пястная кость и плюсна, а также пальцы как передней, так и задней конечности, но более короткое и абсолютно и относительно бедро;

более легкий, стройный костяк. Показателем этого является меньшая и абсолютно и относительно собственной длины ширина диафизов и эпифизов всех трубчатых костей конечностей; у самок, например, относительная ширина диафиза плюсневой кости не превышает 13,6%, а у самцов она составляет не меньше 13,7% его длины.

5. Отмеченные различия в морфологии посткраниального скелета бизонов отражают их экологию и направление, по которому шла их эволюция.

Предок современных бизонов — первобытный бизон — населял лесные, лесостепные и степные пространства Евразии и Северной Америки [Громова, 1935, 1964]. Скелет Bison priscus характеризуется наиболее крупными размерами, остистые отростки позвонков очень крупные, с четко выраженными шероховатостями. Пояса конечностей мощные, кости с резко выраженными гребнями и площадками для прикрепления мускулатуры. Сильная изменчивость в пропорциях и строении костей отражает разнообразие экологических условий, в которых жил ископаемый бизон. К концу плейстоцена единый ареал priscus распался на три [Флеров, 1965б]. В Европе бизоны в лесных условиях, перейдя в основном на древесную пищу, выработали более «легкий» тип скелета с относительно более длинными конечностями, сравнительно менее развитыми остистыми отростками позвонков, уплощенной грудной клеткой. Подобные изменения в посткраниальном скелете давали возможность успешно существовать в условиях густых лесов Средней Европы. Бизоны центральной части Северной Америки приспособились к жизни в степных ландшафтах и стали типичными грассифагами. Конечности степных бизонов абсолютно и относительно короче, чем у других представителей рода, остистые отростки позвонков не уступают в размерах отросткам ископаемых бизонов, что связано с очень сильным развитием мускулатуры переднего отдела тела и более низкой постановкой головы степного бизона; грудная клетка бочкообразна, ребра длиннее и более изогнуты, чем у европейских зубров, крестцовый и хвостовой отделы позвоночника укорочены. Лесные бизоны Канады, представленные современным Bison bison athabascae Rhoads, существуют в условиях, по-видимому, наиболее близких к тем, в которых жили ископаемые бизоны Восточной Сибири, Берингии и Аляски в конце плейстоцена. Современный athabascae обитает в суровых таежных райо-

нах, чередующихся с открытыми лесотундровыми пространствами [Rowan, 1925; Rhoads, 1898; Soper, 1941]. По строению скелета канадский бизон весьма сходен с поздними вымершими бизонами Восточной Сибири [Решетов, 1974]. Это подтверждается данными краниологического анализа [Флеров, 1965д].

Таким образом, можно предположить, что современный лесной бизон B. bison athabascae является единственным ныне живущим представителем некогда единой популяции Bison priscus, населяющей Восточную Сибирь, Берингию и Аляску в конце плейстоцена.

Литература

Бибикова В. И. О некоторых биологических особенностях первобытного зубра.— Бюл. МОИП. Отд-ние биол., 1950, **55**, вып. 5.

Бибикова В. И. О некоторых отличительных чертах в костях конечностей зубра и тура.— Бюл. МОИП. Отд-ние биол., 1958, **63**, вып. 6.

Боголюбский С. Н. Проблемы эволюционной морфологии домашних животных.— Изв. АН СССР. Сер. биол., 1936, вып. 2—3.

Бровар В. Я. Биомеханика холки (в связи с вопросом о роли остистых отростков у позвоночных).— Тр. Моск. зоотехн. ин-т, 1935, 2.

Бровар В. Я. К анализу соотношения между весом головы и длиной остистых отростков грудных позвонков.— Арх. анат., гистол., эмбриол., 1940, **24**, № 1.

Виноградов Б. С. Тушканчики. М., 1934, Фауна СССР, т. 3, вып. 4.

Громова В. И. Первобытный зубр (Bison priscus) в СССР.— Тр. ЗИН АН СССР, **1935, 2**.

Громова В. И. Определитель млекопитающих по костям скелета.— Тр. Комиссии по изуч. четверт. периода, 1950, **9**, вып. 1.

Громова В. И. Определитель млекопитающих по костям скелета.— Тр. Комиссии по изуч. четверт. периода, 1960, **16**, вып. 2.

Громова В. И. О скелете тарпана (Equus caballus gmelini Ant.) и других лошадей.— Тр. МОИП. Отд-ние биол., 1963, **10**.

Громова В. И. Краткий обзор четвертичной фауны Европы. М.: Наука, 1964.

Заблоцкий М. А. Государственная племенная книга зубров и бизонов (чистокровных, чистопородных и гибридных). М.: М-во сельск. хоз-ва, 1956, т. 1.

Заболоцкий М. А. Зубр и его восстановление в СССР и за границей. Докл. на соиск. учен. степ. канд. биол. наук. Серпухов, 1968.

Макаревский А. Скелеты ископаемых бизонов-зубров в Тобольском губернском музее и в музее Словцова.— Вестн. О-ва ветеринаров, 1910, **22**, № 16.

Паавер К. Формирование териофауны и изменчивость млекопитающих Прибалтики в голоцене. Тарту, 1965.

Павлова М. В. Ископаемые млекопитающие из Тираспольского гравия Херсонской губернии.— Мемуары геол. отд-ния О-ва естеств., астрон. и этногр., 1925, **3**.

Решетов В. Ю. Сравнительно-остеологический анализ посткраниального скелета бизонов в связи с историей рода Bison.— В кн.: Териология, 1974, **2**.

Соколов И. И. Посткраниальный скелет представителей рода Bison.— Тр. ЗИН АН СССР, 1971, 48.

Флеров К. К. Млекопитающие. Кабарги и олени. М.; Л., 1952. Фауна СССР, т. 1, вып. 2.

Флеров К. К. Об основных направлениях экологической эволюции жвачных (Ruminantia).— Палеонтол. журн., 1962, № 4.

Флеров К. К. Сравнительная краниология рода.— Бюл. МОИП. Отд-ние биол., 1965а, **70**.

Флеров К. К. О происхождении фауны Канады в связи с историей Берингии. Четвертичный период и его история.—

Комиссия по изуч. четверт. периода. 1965б.

Цалкин В. И. К истории литовского зубра.— Докл. АН СССР, 1951, **77**, № 2.

Цалкин В. И. Млекопитающие древней Латвии.— Бюл. МОИП, отд. биол., 1958, **63**, вып. 3.

Цалкин В. И. Млекопитающие древней Молдавии.— Бюл. МОИП, 1962, **67**, вып. 5.

Чернявский Ф. Б. О некоторых приспособительных особенностях строения посткраниального скелета степного барана (Ovis nivicola Esch.).— Зоол. журн., 1964, **63**, вып. 3.

Черский И. Д. Описание коллекции послетретичных млекопитающих, собранных Новосибирской экспедицией 1885—1886 гг.— Зап. Импер. акад. наук, 1891, 65. Прилож.

Allen J. A. North American bison living and extinct.— Bul. Mus. Comp. Zool., 1876.

Bojanus L. H. De uro Nostrate.— Nova acta phys.-med. Acad. Caes.-Leopold. Corolinae, Bonn, 1827.

Buffon G. L. de. Histoire Naturelle. de L'Imprimérie Royale. Paris, 1754, t. 11, p. 1—450.

Cuvier G. Recherches sur les ossemens fossiles. Ed. 3. Paris, 1825, vol. IV.

Empel W., Roskosz T. Das Skelett der Gliedmassen des Wisents, Bison bonasus (Linnaeus, 1758).— Acta theriol., 1963, **7**.

Garetson M. S. The american bison. N. Y., 1938.

Hilzheimer M. Wisent und Ur im kgl. Naturalien-Kabinett zu Stuttgart.— Jaresh. Vet vaterl. Naturk. Würtenberg., 1909, 65.

Janicki S. Badania nad szkieletem zubra (Bison bonasus L.). Krakow: Nakladem polskiej akademii umiezetnosci, 1938.

Juško J. Sexual dimorphism of bison's (Bison bonasus) skeleton. Folia morphol., 1953, 4, N 1.

Koch W. Über Wachstume- und Alterveränderungen am Skelett des Wisents. Abh. Bayer. Acad. Wiss. Math.-naturwiss. Abt., 1932, Suppl.-Bd. 15.

Koch W. The age order of epiphyscol union in the skeleton of the European Bison (Bos bonasus L.).— Anat. Rec., 1934/1935, 61.

Lehmann U. Der. Ur. im Dilluvium Deutschland und seine Verbreitung.— Neues Jahrb. Mineral. und Paläeontol. Abh., Abt. B, 1949, **90**, H. 2.

Luttschwager H. Kritische Remerkungen zur Unterschiedung der Gattungen Bison and Bos an dem Astragalus Knochen.— Anat. Anz., 1950, **97**.

Millot Y. Les bisons européens de collections du Museum d'Histoire Naturelle.— Mammalia, 1945, **9**.

Olsen S. Postcranial skeleton characters of Bison and Bos.— Paps Peabody Mus. Archaeol. and Ethnol. Harvard Univ., 1960, 35, N 4.

Pawlowa M. Etudes sur l'Histoire paléontologique des Ongulés. IX. Selenodontes Postertiares de la Russie.— Зап. Имп. АН, сер. 8, 1907, **20**, № 1.

Peterson O. A. A revision of the Entelodontidae.— Mem. Carnegie Mus., 1909, **4**.

Rhoads S. N. Notes on living and extinct species of North American Bovidae.— Proc. Acad. Natur. Sci. Phila., 1898, **49**.

Romer A. S. Vertebrate paleontology. Chicago; Univ. Chicago Press, 1966.

Roskosz T. Morphologie der Wirbelsäule des Wisents, Bison bonasus (Linneus, 1758).— Acta theriol., 1962, **6**.

Rowan W. Report of 1925 Wood bison expedition, Canada. Edmonton, 1925.

Schertz E. Zur Unterscheidung von Bison priscus Boj. an Metapodien und Astragalus, nebst Bemerkungen über einige diluviale Fundstellen.— Senkenbergiana, 1936a, **18**, N 1/2.

Schertz E. Der Geschlechts-Unterschied an Metapodien von Bison.— Senkenbergiana, 1936b, 18, N 5/6.

Seton E. Th. Lives of game animals. N. Y., 1929, vol. 3.

Siegfried P. Der Fund eines Wisentskeletts (Bison bonasus L.) in Gladbeck-Westfalen.— Neue Jahrb. Geol. und Paläontol. Abh., 1961, **112**, 1.

Soper D. History, range and homelife of the northern bison.— Ecol. Monogr., 1941, **11**, N 4.

Wojceich E., Roskosz T. The size of the head and the height of spinous processes in the region of the Withes of the European bison, Bison bonasus L. 1758.— Acta theriol., 1961, **5**, N 6.

Скелетная мускулатура

Мускульная система зубра изучена слабо. Наиболее детальное описание дано Свежинским [Świeżynski, 1962], работу которого предваряет краткое изложение истории изучения макроморфологии зубра и, в частности, его скелетной мускулатуры, что избавляет нас от необходимости повторять ее. Из более ранних следует назвать лишь исследование Полейнера [Poleiner, 1932], специально посвященное анатомическому строению конечностей зубра в сравнении с анатомией конечностей крупного рогатого скота. Естественно, что наиболее усиленно изучением всех сторон морфологии зубра занимались и занимаются польские ученые, материалом для которых служат беловежские зубры. Свежинским изучено 20 экз. зубра (12 самцов и 8 самок), из которых 9 имели возраст более 7—10 лет, остальные — меньше полутора лет. Описание построено им по классическому образцу (топография, места прикрепления, сравнение с крупным рогатым скотом, реже — с некоторыми другими копытными, замечания по номенклатурным вопросам и т. п.). Недостатком указанной работы является отсутствие функционального анализа мускулатуры и недостаточно детальные иллюстрации. В соответствии с этим определялись задачи предлагаемого нами исследования.

Морфологическое описание рассматривается нами как своеобразный комментарий к атласу рисунков. Сама обработка материала включала взвешивание основных мускулов и их групп для приближенного определения относительной их силы, что вместе с уточнением мест прикрепления послужило основой для биомеханического анализа работы конечностей и их мускулатуры в ходе локомоции, чему посвящена следующая глава монографии. Важным дополнением является сравнение мускулатуры зубра с бизоном, описания мышц которого в литературе отсутствуют. Для работы использовались животные, предназначенные по той или иной причине к выбраковке (улучшение кровности стада, физический дефект и т. п.) в Мордовском и Хоперском государственных заповедниках и центральном зубровом питомнике при Приокско-Террасном заповеднике. Пользуясь случаем, приносим благодарность работникам этих организаций И. С. Терешкину, А. Д. Печенюку, М. А. и Л. В. Заблоцким.

Наш материал состоял из 3 самцов и 2 самок зубра и 2 самцов бизонов. Среди них зубры: Мотылек, самец, возраст — 17 лет; Мощник, самец, возраст — 8 лет (оба чистокровные); Рогатка, самка, возраст — 14 лет; Рубка, самка, возраст — 11 лет (оба чистопородные); Голутвин, самец, возраст — 1 год 7 мес. (чистопородный); бизоны — Кондор, самец, возраст — 21 год (чистокровный) и Русачок, самец, возраст — 1 год 7 мес. (гибридный: 46/64 бизона; 18/64 зубра). Большую часть материала препарировали и описывали на месте забоя (отстрела). Один зубр (Моты-

лек) и один бизон (Кондор) были усыплены смертельной дозой дитилина. Затем была произведена под давлением внутрисосудистая инъекция 10%-ного формалина, и туши транспортировались в лабораторию (г. Ленинград), где и производили их обработку. Именно на основе этих экземпляров ведется предлагаемое ниже описание (отклонения от этой «нормы» у других исследованных животных оговорены особо) и подготовлены иллюстрации. У всех экземпляров проведено взвешивание мускулов (табл. 23—25), что обусловило крайне сжатые сроки препаровки, описания и зарисовки материала, пока усыхание не привело к искажению результатов взвешивания. В связи с этим мы были вынуждены отказаться от описания гиоидной и детального описания головной мускулатуры. Все рисунки к этой главе выполнены В. М. Гудковым.

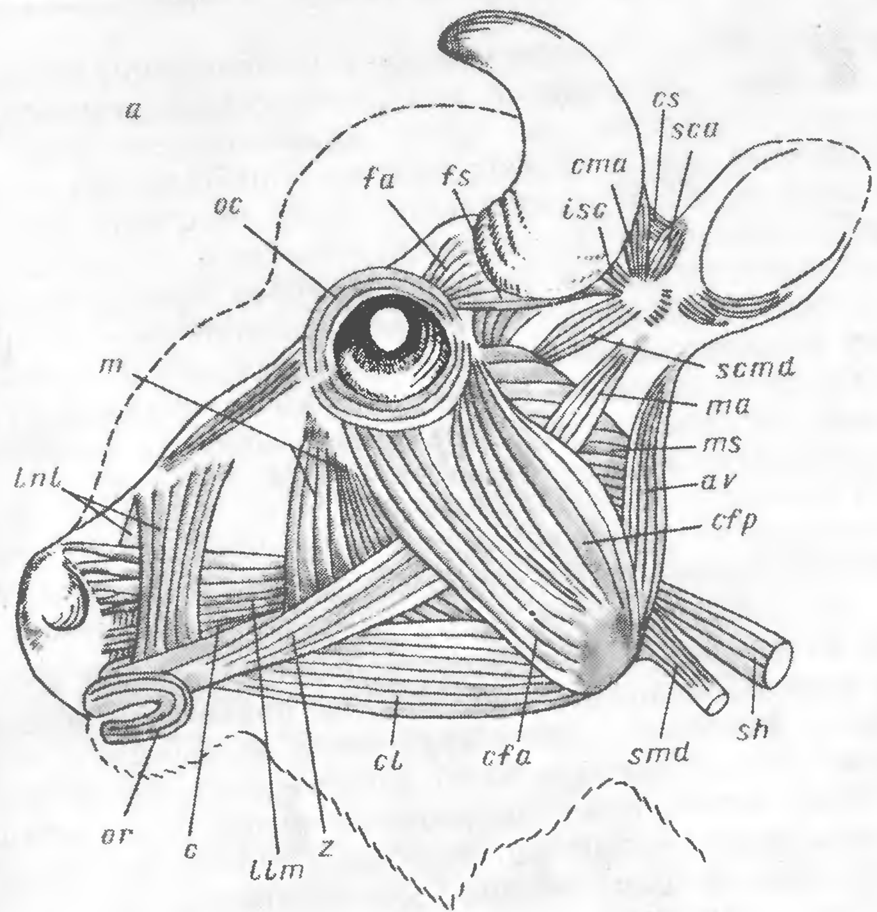
Мускулатура головы

Лицевая мускулатура. Поверхностный слой лицевой мускулатуры представлен мышцами, начинающимися от подкожной фасции. Часть этих мышц тесно связана с более глубокими мышцами и топографически и функционально. В связи с этим принят следующий порядок описания мышц: латеральная группа подкожных мышц (mm. cutanei); дорзальная группа подкожных мышц (m. cutaneus frontalis, m. cutaneus nasi); шейно-ушные мышцы, управляющие движениями ушной раковины и включающие как подкожные, так и более глубокие компоненты; круговая мышца глаза; мышцы носа, губ и щек, включающие как поверхностный m. levator nasolabialis, так и целый ряд более глубоких мышц. В заключение кратко будет рассмотрена жевательная мускулатура.

Mm. cutanei, представляющие латеральную группу подкожной мускулатуры головы (рис. 94), начинаются вместе от подкожной фасции в области угла нижней челюсти на уровне нижнечелюстной ветви m. sternomastoideus. Мышечные волокна, идущие горизонтально, составляют m. cutaneus labiorum, подкожную мышцу губ, часть пучков которой идет вперед к углу рта и вентральному краю m. zygomaticus, частично прикрывая его и обмениваясь с ним волокнами; другая часть идет дальше вперед к m. orbicularis oris, в котором и теряется. В передней трети этот мускул могут частично прикрывать мышечные волокна m. intermaxillaris, идущие снизу под прямым углом к нему.

Более вертикальные мышечные пучки mm. cutanei образуют m. cutaneus faciei (см. рис. 94), делящийся на две порции: pars posterior кончается у каудо-вентрального края орбиты, сливаясь с m. orbicularis oculi; pars anterior прикрывает m. zygomaticus, срастаясь с ним на своей внутренней поверхности и кончаясь на вентральной поверхности m. orbicularis oculi. У бизона (рис. 94, *б*) передняя часть не срастается с m. zygomaticus, а идет вперед, кончаясь широкой фасцией, подходящей своим передним краем к вентро-каудальному краю m. levator nasolabialis.

Дорзальная группа лицевой мускулатуры (рис. 95, *а*) представлена


a
cs
sca
cma
fa
fs
isc
oc
scmd
m
ma
ms
av
lnl
cfp
cl
cfa
smd
sh
or
c
llm
z

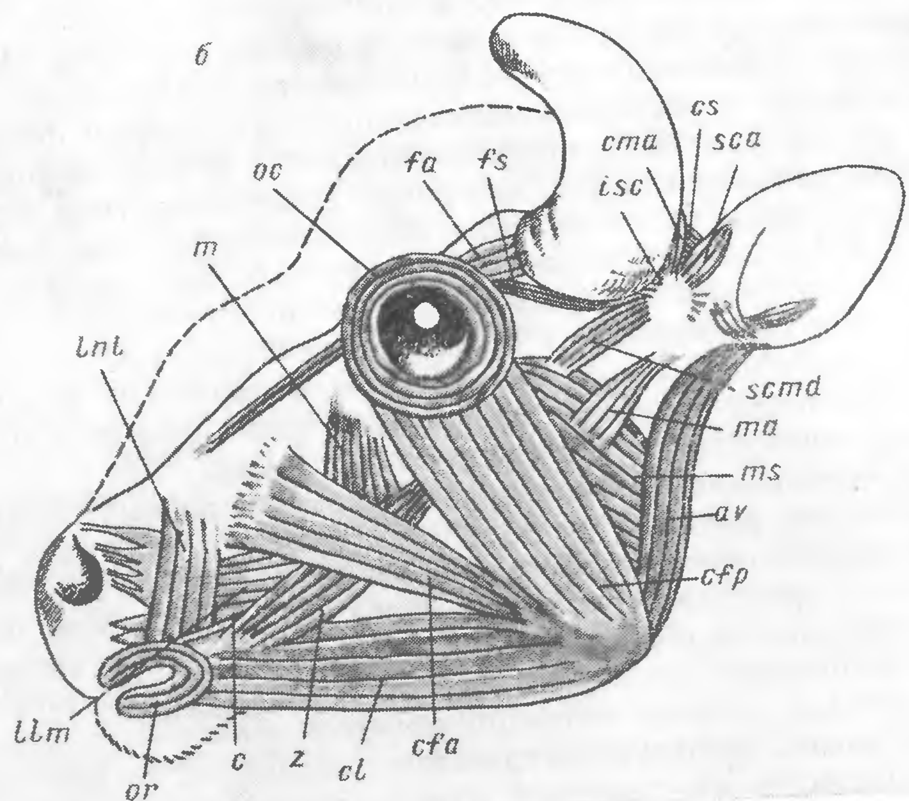
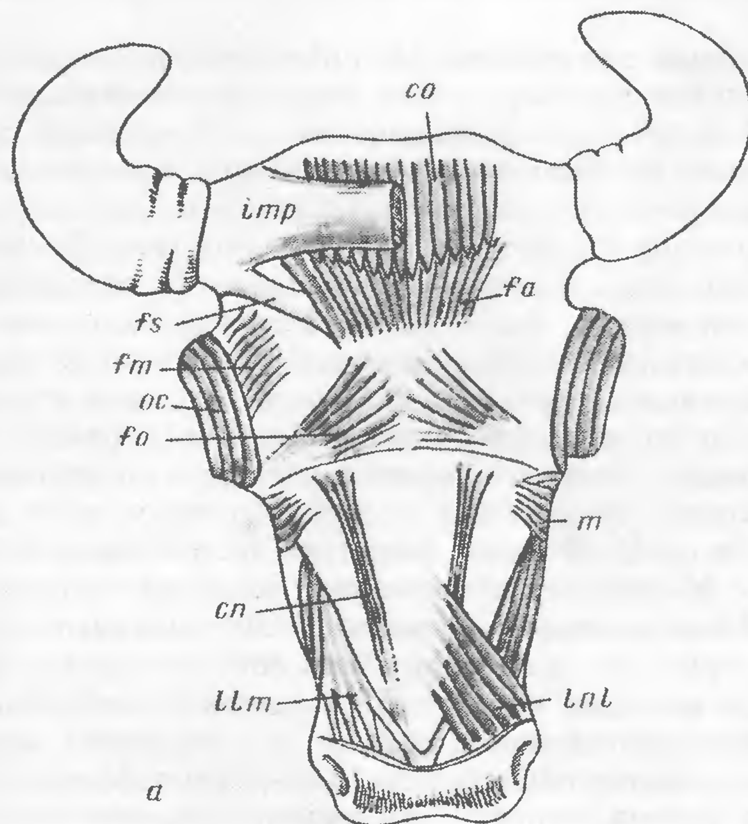

б
cs
cma
sca
oc
fa
fs
isc
m
scmd
lnl
ma
ms
av
cfp
llm
c
z
cl
cfa
or

Рис. 94. Лицевые мышцы зубра (а) и бизона (б)

ar — auricularis ventralis
c — caninus;
cfa — cutaneus faciei pars anterior;
cfp — cutaneus faciei p. posterior;
cl — cutaneus labiorum;
cma — cervicoauricularis medius p. anterior;
cs — cervicoauricularis superficialis;
fa — frontalis p. aboralis;
fs — frontoscutularis;
isc — interscutularis;
llm — levator labii maxillaris;
lnl — levator nasolabialis;
m — molaris;
ma — mandibuloauricularis;
ms — masseter;
oc — orbicularis oculi,
or — orbicularis oris,
sca — scutuloauricularis superficialis p. dorsalis;
scmd — scutulomandibularis;
sh — sternohyoideus;
smd — sternomandibularis;
z — zygomaticus

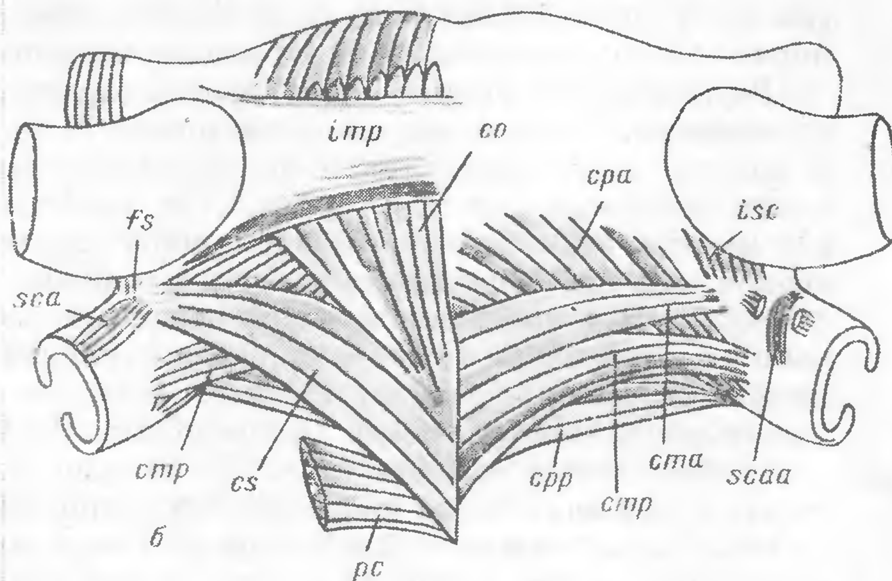
←



→

Рис. 95. Лицевые мышцы зубра

а — вид сверху;
б — сзади (слева более поверхностный слой);
cma — cervicoauricularis medius pars anterior;
cmp — cervicoauricularis medius p. posterior;
cn — cutaneus nasi;
co — cervicooccipitalis;
cpa — cervicoauricularis profundus p. anterior;
cpp — cervicoauricularis profundus p. posterior;
cs — cervicoauricularis superficialis;
fa — frontalis p. aboralis;
fm — frontalis p. medius;
fo — frontalis p. oralis;
fs — frontoscutularis;
imp — intermediärplatte;
isc — interscutularis;
llm — levator labii maxillaris;
lnl — levator nasolabialis;
m — molaris;
oc — orbicularis oculi;
pc — platysma cervicalis;
sca — scutuloauricularis superficialis p. dorsalis;
scaa — scutuloauricularis superficialis p. accesorius



двумя мускулами. M. cutaneus nasi — слабый мышечный тяж, начинающийся на аборальном конце носовой кости и переходящий в плоское сухожилие, оканчивающееся на дорзальной поверхности носа. В своем начале m. cutaneus nasi срастается с расположенными поперечно волокнами второго мускула m. cutaneus frontalis, занимающего пространство между рогами и орбитами. M. cutaneus frontalis делится на три части. Аборальная часть начинается на межроговом гребне, волокна ее идут почти вдоль оси черепа. Эта часть имеет мало мышечных волокон (большинство сухожильные). Срастается она с подкожной клетчаткой лба. От ее переднего края отходит средняя порция, волокна которой идут под углом 45° к оси черепа и которая кончается на дорзальной поверхности m. orbicularis oculi. Наиболее оральная часть начинается от бугров лобных костей вплоть до носовых костей и конвергирует к переднему углу m. orbicularis oculi. В своем развитии m. cutaneus frontalis сильно варьирует. Так, у Мотылька он включает мало мышечных волокон, но у Мощника их было несомненно больше. Наибольшую часть составляли волокна, конвергирующие к m. orbicularis oculi от начала на межроговом гребне (вперед до носовых костей). Небольшая медиальная часть начиналась от середины межрогового гребня до середины затылочного и проходила под «m. intermediärplatte» (поперечная фасция, расположенная между рогами и ушами, волокна которой закреплены медиально на лобном бугре, а латерально сливаются с фасцией шейно-ушных мышц; у Мощника эта фасция имела, кроме сухожильных, еще и небольшое число мускульных волокон, тогда как у Мотылька она была сплошь сухожильная, и m. cervicooccipitalis к передне-медиальному краю scutulum auriculae (возможно, это m. frontoscutularis pars frontalis Цичмана [1943]). У Мотылька эта порция m. cutaneus frontalis не имела мускульных волокон.

Группа шейно-ушных мышц крайне сложна, часть из них трудно прослеживаема. Поэтому данное ниже описание не является исчерпывающим и должно рассматриваться лишь как попытка дать схему соотношения мышц, составляющих эту группу. Для удобства можно подразделить все эти мышцы на собственно шейно-ушные, идущие к уху от шеи и затылочной области черепа; мышцы, подходящие к уху спереди и снизу, со скуловой и предроговой части черепа, и собственно ушные короткие мышцы, ограниченные в своем распространении ушной раковиной. Терминология дана по Хуберу [Huber, 1930], но где можно, она сопоставляется и с работой Цичмана [Zietschmann, 1943].

Шейно-ушные мышцы (рис. 95, *б*) располагаются по крайней мере на трех уровнях. Более поверхностный слой начинается от краниальной $^1/_5$ столбиковой части выйной связки. Его волокна расширяются вперед, распадаясь на две части: 1) идущие более продольно составляют m. cervicooccipitalis, который идет под m. intermediärplatte на подкожную фасцию лба, слегка прикрывая аборальные пучки волокон m. frontalis; 2) латеральные волокна образуют m. cervicoauricularis superficialis (m. cervicoscutularis у Цичмана; однако у зубра этот мускул не имеет связи с черепом, тогда как у крупного рогатого скота он начинается от

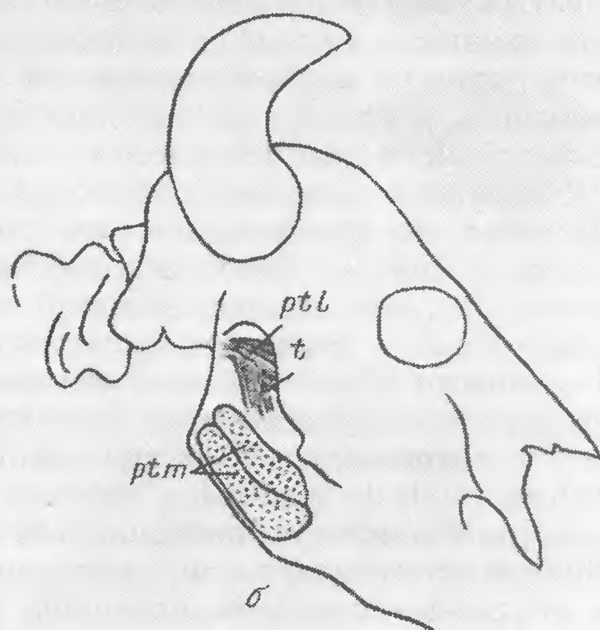
protuberantia occipitalis externa затылочной кости, на котором крепится выйная связка), кончающийся на хрящевом щитке (scutulum auriculae).

Второй слой мышц начинается также от выйной связки, его волокна идут, слегка конвергируя латерально, и кончаются двумя обособленными головками. Передняя — m. cervicoauricularis medius anterior — кончается на медиальном крае scutulum. Возможно, это m. cervicoauricularis superficialis s. levator auris longus Цичмана, но прикрепление его смещено с тыльной стороны ушной раковины на щиток. Более задняя головка — m. cervicoauricularis medius posterior (m. cervicoauricularis profundus minor s. m. abductor auris brevis Цичмана) — кончается близко от щитка на тыльной поверхности ушной раковины. Глубокий слой начинается не только от выйной связки глубже двух предыдущих, но и от затылочного гребня вплоть до основания рога. Он подразделяется на три порции. Идущая от затылка часть — m. cervicoauricularis profundus anterior (m. parietoauricularis s. levator auris medius Цичмана) прикрепляется к тыльной стороне ушной раковины вблизи от окончания m. cervicoauricularis medius posterior. Вторая часть m. cervicoauricularis profundus posterior (m. cervicoauricularis major profundus Цичмана) начинается от самого переднего конца выйной связки и апоневроза m. clavotrapezius на уровне переднего края атланта и, огибая ушную раковину, крепится на ее тыльной стороне, почти доходя до вырезки и сливаясь здесь с окончанием, m. auricularis ventralis. Третья, самая задняя часть, platysma cervicalis, теряется в заушной области в подкожной фасции.

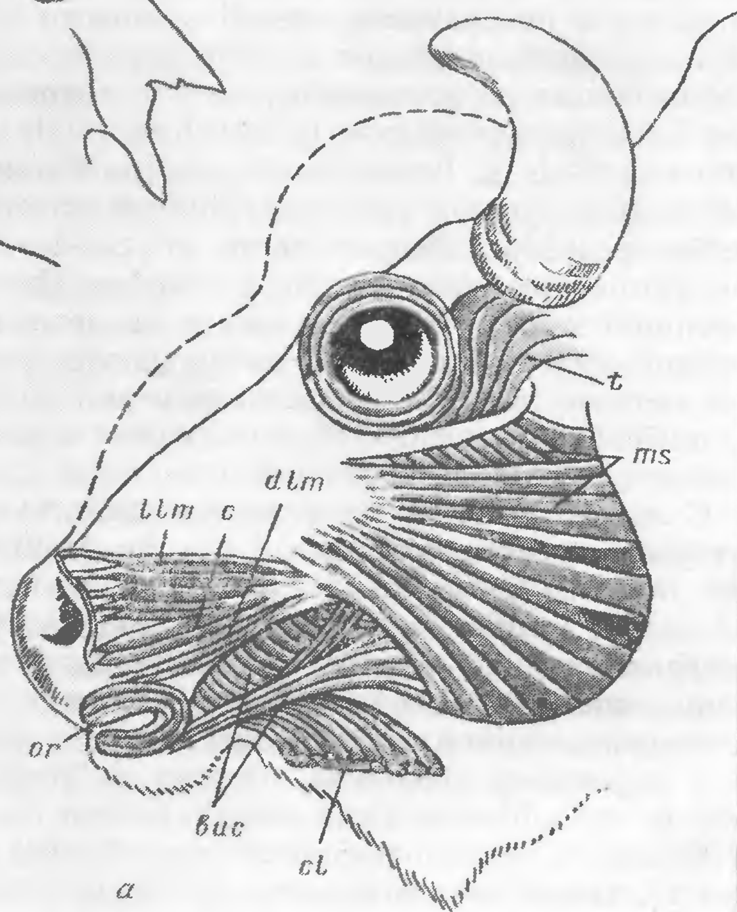
С латеральной стороны на ухо действует целый ряд мышц, одна из которых уже описана как часть m. frontalis. Это — m. frontoscutularis pars frontalis, почти полностью сухожильный у Мотылька или имеющий небольшое количество мускульных волокон у Мощника (рис. 95, *a*). Межщитковая мышца — m. interscutularis начинается от края рогового стержня и оканчивается на оральном крае щитка (см. рис. 94). Функциональным продолжением этой мышцы, идущим от каудо-медиального угла щитка к переднему краю уха, служит m. scutuloauricularis superficialis dorsalis (s. m. adductor auris dorsalis). При его удалении открывается более глубокий m. scutuloauricularis superficialis accessorius (m. levator auris brevis), также начинающийся от обращенного к уху края щитка, идущий поперек уха и оканчивающийся на ушной раковине у вырезки.

От фасции жевательных мышц к уху тянутся два мускульных пучка, более дорзальный m. scutulomandibularis (m. frontoscutularis pars temporalis Цичмана) крепится на щитке, более вентральный — m. mandibuloauricularis (m. zygomaticoauricularis s. m. adductor auris externus Цичмана) кончается у основания ушной раковины в тесной связи с m. auricularis ventralis s. m. depressor auriculae. Последний начинается от фасции околоушной слюнной железы, под начальной частью m. cutaneus faciei и идет вверх к прикреплению на латеральной поверхности ушной раковины.

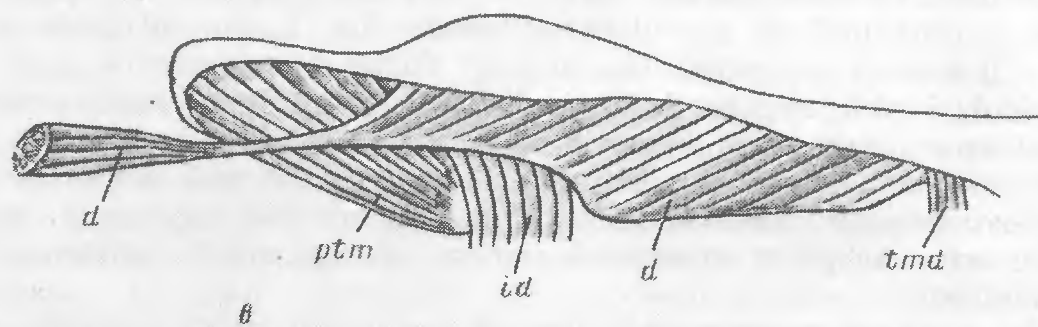
На тыльной поверхности ушной раковины располагаются несколько коротких мышц: mm. transversus и obliquus auriculae, а у вырезки ушной



pti
t
ptm
б



t
ms
dlm
llm
c
or
buc
cl
a



d
ptm
id
d
tmd
в

Рис. 96. Жевательная мускулатура зубра

а — вид с латеральной стороны; *б* — вид с медиальной стороны; *в* — вид снизу; *buc* — buccinatorius; *c* — caninus; *cl* — cutaneus labiorum; *d* — digastricus; *dlm* — depressor labii maxillaris; *id* — interdigastricus; *llm* — levator labii maxillaris; *ms* — masseter; *or* — orbicularis oris; *ptl* — pterygoideus lateralis; *ptm* — pterygoideus medialis; *t* — temporalis; *tmd* — transversus mandibulae

раковины две маленькие мышцы, идущие по вентральному краю m. caudoantitragicus, и идущая поперек вырезки от верхнего края к нижнему m. tragicus.

M. levator nasolabialis (см. рис. 94), носо-губной подниматель,— наиболее поверхностная мышца из всей предглазничной группы лицевых мышц. Она начинается широким апоневрозом от подкожной фасции на всем протяжении носовой кости, впереди от мускульных волокон m. cutaneus frontalis. На уровне границы резцовых и носовых костей в апоневрозе появляются мышечные волокна, направляющиеся к углу рта. У m. levator labii maxillaris proprius мускул делится на два слоя, один идет поверх, второй под ним. Глубокая порция, фактически не являющаяся поднимателем, кончается на челюстной (в передней четверти диастемы) и предчелюстной костях. Поверхностная, перекидывающаяся через mm. levator labii maxillaris proprius, caninus и depressor labii maxillaris, теряется в мышцах верхней губы и ноздри. У бизона глубокий слой очень слабый и почти не имеет мышечных волокон.

M. orbicularis oris (круговая мышца рта) образован мускульными волокнами, проходящими в толще губ. С ним тесно связаны маленькие мышечные пучки — один, идущий от резцовой (предчелюстной) кости (m. incisivus maxillaris) и дивергирующий в верхней губе, и второй, идущий от альвеолярного края резцовой области нижней челюсти (m. incisivus mandibularis) к нижней губе. На m. orbicularis oris выше m. cutaneus labiorum кончается, частично сливаясь волокнами с последним, еще один поверхностный сильно развитый мускул m. zygomaticus (скуловая мышца), начинающийся крепким сухожилием от скуловой дуги (позади лобного отростка скуловой кости), связанным с апоневрозом, покрывающим m. masseter. Плоское брюшко m. zygomaticus срастается своей внутренней поверхностью с m. molaris. В начальной части m. zygomaticus прикрыт передней частью m. cutaneus faciei.

Три более глубокие мышцы, подходящие к носу и губам сзади, начинаются совместно от tuber molare верхнечелюстной кости (рис. 96, *а*). M. levator labii maxillaris proprius, специальный подниматель верхней губы, представлен более дорзально идущими волокнами, образующими плоское брюшко, проникающее между поверхностными и глубокими слоями m. levator nasolabialis. Эта мышца дистально распадается на пять зубцов, кончающихся самостоятельными сухожилиями в носовой области от дорзального края ноздри до дорзальной поверхности носа. Наиболее дорзальное сухожилие развито сильнее остальных и объединено с анало-

гичным сухожилием противоположной стороны. Эта часть мускула действует, таким образом, как подниматель носа. От носовой раковины небольшой пучок мускульных волокон идет из глубины назад и вентрально, кончаясь на внутренней поверхности m. levator labii maxillaris proprius. Вторая мышца — m. caninus, s. m. levator anguli oris (клыковая мышца), представляет среднюю часть описываемого комплекса, которая почти не отделена, особенно в проксимальной части, от предыдущей мышцы. Веретеновидное брюшко переходит в круглое в сечении сухожилие, кончающееся в мышцах верхней губы, непосредственно вентральнее ноздри. Наиболее вентральная часть комплекса — m. depressor labii maxillaris (опускатель верхней губы) также сильно сращена с m. caninus. Она кончается самостоятельным сухожилием, менее сильным и плоским, чем у m. caninus, в мышцах верхней губы ниже последнего мускула. Судя по тому, что у Свежинского [1962] сказано, что m. depressor labii maxillaris оканчивается несколькими (2—3) тонкими сухожилиями, а мы не могли обнаружить их ни у зубров, ни у бизона, следует, очевидно, считать это индивидуальными вариациями.

M. depressor labii mandibularis (опускатель нижней губы) начинается от верхнечелюстной кости под m. masseter и по наружному краю зубных альвеол. Мускульные волокна его образуют плоское брюшко. Кончается мускул в нижней губе и на m. orbicularis oris, срастаясь частично с m. cutaneus labiorum. На своей внутренней поверхности m. depressor labii mandibularis сращен также с m. molaris. В своем начале мускул почти неразделен с m. buccalis (поверхностная щечная мышца), представляющим боковую стенку ротовой полости и крепящимся по наружному альвеолярному краю нижней челюсти. M. buccalis имеет сложную структуру и состоит из трех мышечных слоев, разнящихся направлением волокон. Поверхностный тонкий слой кроет многочисленные слюнные железы; волокна, составляющие его, идут под углом к m. depressor labii mandibularis, частично с ним сливаясь. Эта часть мускула не выходит вперед дальше переднего края m. masseter. Средний, наиболее развитый слой имеет волокна, направленные диагонально к длинной оси головы и кончающийся в m. orbicularis oris. Наиболее глубокий и тонкий слой слабо дифференцирован от среднего; его волокна идут в разных направлениях, но большей частью продольно.

M. mentalis, частично покрытый m. incissivus mandibularis, идет от передней поверхности альвеолярного края резцов нижней челюсти к нижней губе. Мышечные волокна его смешаны с большим количеством соединительнотканных волокон.

Сильно развитый m. orbicularis oculi, круговая мышца глаза, имеет волокна, идущие циркулярно вокруг глаза и прикрепленные к краю орбиты (см. рис. 94). Вентральнее и немного впереди глазницы располагается m. molaris, глубокий щечный мускул, состоящий из двух порций. Более передняя часть начинается от верхнечелюстной кости во впадине под оральным углом глаза. Ее волокна, слегка дивергируя, образуют плоское брюшко, идущее почти вертикально и слегка краниально к m. zy-

gomaticus, с внутренней поверхностью которого они срастаются. Более глубокие волокна смешиваются с m. buccalis. Задняя часть начинается рядом с передней, но идет дальше назад. Часть волокон начинается от орального края m. orbicularis oculi в тесной связи с окончанием передней части m. cutaneus faciei, который покрывает эту порцию m. molaris. Многочисленные волокна этой части идут вниз, частично покрывая m. buccalis, и кончаются, срастаясь с ним и внутренней поверхностью каудальной части m. zygomaticus. У бизона m. molaris развит еще сильнее, чем у зубра, и подразделен на три части.

Жевательная мускулатура. Жевательные мышцы мало варьируют у зубров, бизонов и крупного рогатого скота. В соответствии с этим наши наблюдения не вносят ничего нового в довольно детальное описание этой мускулатуры, данное Свежинским [Swieżynski, 1962]. Поэтому мы считаем возможным здесь ограничиться лишь перефразировкой его текста.

M. masseter, большая жевательная мышца (см. рис. 96, *а*),— очень мощная перистая мышца, расположенная на латеральной поверхности ветви нижней челюсти и покрытая m. cutaneus faciei и собственной фасцией, дающей начало некоторым другим мускулам, упомянутым выше. Обе части m. masseter — поверхностная, несколько более передняя по положению, и глубокая, более задняя,— хорошо различимы. Pars superficialis начинается на верхнечелюстной кости от лицевого гребня и далее назад через скуловую кость и facies masseterica скуловой дуги до конца височного отростка скуловой кости. Плоское брюшко мускула довольно характерной формы, волокна, составляющие его, идут косо каудо-вентрально и кончаются в fossa masseterica нижней челюсти на краю челюстного угла и частично челюстной ветви. Более глубокие волокна поверхностной части m. masseter несколько обособлены от основной его массы, имея отдельное отхождение от tuber maxillae и окончание на латеро-оральной поверхности ветви нижней челюсти. Pars profunda начинается на скуловом отростке височной кости и кончается на наружной поверхности челюстной ветви ниже condylus mandibularis.

M. pterygoideus medialis, крыловидная медиальная мышца (рис. 96, *б*),— сильный подниматель нижней челюсти. Он начинается на небной кости и крыловидном отростке клиновидной кости и сразу же делится m. pterygoideus lateralis, идущим к черепу, на два плоских брюшка (или слоя). Волокна поверхностного и более переднего брюшка идут каудо-вентрально к прикреплению на медиальной поверхности угла нижней челюсти. Глубокое брюшко начинается против поверхностного на крыловидном отростке клиновидной кости и в fossa pterygopalatina и кончается на медиальной поверхности ветви нижней челюсти.

M. pterygoideus lateralis, крыловидная латеральная мышца (см. рис. 96, *б*), начинается на краю fossa pterygopalatina и частично в височной яме. Волокна его сильного брюшка несколько конвергируют назад к прикреплению на медиальной стороне под суставной головкой нижней челюсти.

M. temporalis, височная мышца (см. рис. 96, *б*), наполняет височную яму и прикреплена к ее краю. Более задние ее волокна конвергируют к венечному отростку нижней челюсти, на котором они крепятся. Более передние волокна, отходящие от края височной ямы и частично от crista pterygoidea, идут вниз, огибая венечный отросток спереди и с боков, почти до уровня arcus dentalis inferior, и кончаются на медиальной и латеральной поверхности ramus mandibularis близ его переднего края.

M. digastricus mandibulae, двубрюшная (мышца см. рис. 96, *в*), начинается от яремного отростка затылочной кости крепким округлым сухожилием, переходящим вскоре в веретеновидное брюшко, волокна которого переходят в округлое сухожилие, к которому от подъязычной кости с латеральной стороны подходят мышечные волокна m. stylohyoideus. Общее их сухожилие скоро переходит в расширенную мышечную пластинку, с медиальной стороны имеющую пластинчатое сухожилие, которое по средней линии соединено с аналогичным сухожилием противоположной стороны. Таким образом, образуется петля, между боковыми ветвями которой в оральной части идут поперечные волокна m. interdigastricus. Вперед и латерально от петли идут волокна передней части m. digastricus mandibulae, прикрывающие снизу m. myloglossus. Наиболее оральные волокна этой части начинаются по средней линии от мускула противоположной стороны.

Мускулатура шеи и туловища

Подкожные мышцы туловища. Все туловище и шея одеты поверхностными и глубокими фасциями, переходящими спереди на голову, а в области груди и брюха — на передние и задние конечности. Между листками поверхностной грудо-брюшной фасции заключена большая подкожная мышца m. cutaneus maximus (рис. 97), распадающаяся фактически на две мышцы: лопаточно-плечевую — m. cutaneus scapulohumeralis и латеральную или грудо-брюшную m. cutaneus thoracoabdominalis. Первая из них начинается от фасции предплечья в области m. ext. carpi radialis и идет, постепенно утончаясь, в область надлопаточного хряща, где и кончается в подкожной клетчатке. У обеих исследованных самок и у Мощника этот мускул утончается раньше, чем у Мотылька, хотя волокна все же почти доходят до холки. Наиболее каудо-дорзальные волокна у них переходят в волокна дорзальной порции латеральной части m. cutaneus maximus. У Мотылька такого перехода не наблюдается, и обе части мускула полностью разделены. M. cutaneus scapulohumeralis полностью отсутствовал у бизона. Однако материал слишком мал, чтобы уверенно утверждать, что такое неожиданное отсутствие этого мускула является характерной чертой бизонов, отличающей их от зубров, а не является просто индивидуальной вариацией.

Латеральная подкожная мышца подразделена на дорзальную и латеровентральную порции. Первая из них очень тонкая, начинается в области средней ягодичной мышцы и маклока. Ее волокна идут параллельно

вперед, где в области холки они кончаются в подкожной клетчатке. Латеровентральная часть начинается широким апоневрозом, простирающимся от коленной чашечки до маклока. Волокна этой части, образуя широкий плоский мускул, прикрывающий латерально и вентрально все брюхо животного, идут вперед. Самые вентральные из них оканчиваются на краниальной трети белой линии живота, далее вперед и дорзально по фасции m. endopectoralis (на треть его длины от заднего края), фасции m. dorsoepitrochlearis и медиальной фасции длинной головки m. triceps. У бизона дорзальная порция мускула очень тонка и почти лишена мышечных волокон. Начальный апоневроз латеро-вентральной порции закреплен до заднего края m. biceps femoris; мышечные пучки от него начинаются только на передней стороне мышц бедра, у переднего края m. tensor fasciae latae. Наибольшая часть мышечных волокон приходится на вентральную порцию мышцы. Крепится она на протяжении всего 12 см белой линии, не доходя 9 см до мечевидного хряща. Далее вперед место прикрепления все дальше отходит от белой линии живота, помещаясь на фасции m. endopectoralis. Средние мышечные пучки проходят в подмышечную впадину и достигают фасции m. ectopectoralis, еще более дорзальные пучки оканчиваются на фасции длинной головки и даже латеральной головки трехглавой мышцы плеча. Никакого соединения с m. dorsoepitrochlearis у бизона нет.

Таким образом, проникая между m. latissimus dorsi и m. endopectoralis, m. cutaneus maximus оканчивается на апоневрозе, который закреплен, с одной стороны, на дорсокаудальном крае внутренней грудной и дорсокраниальном крае наружной грудной мышц, а с другой — связан с вентральным краем m. dorsoepitrochlearis и непосредственно прирастает к латеральной поверхности конечного сухожилия m. latissimus dorsi. Этим обеспечивается взаимодействие всех этих мускулов. Сам m. cutaneus maximus при опоре на передние конечности обеспечивает подтягивание задних конечностей вперед, помимо обычных своих функций как подкожного мускула (подергивание кожей и т. п.).

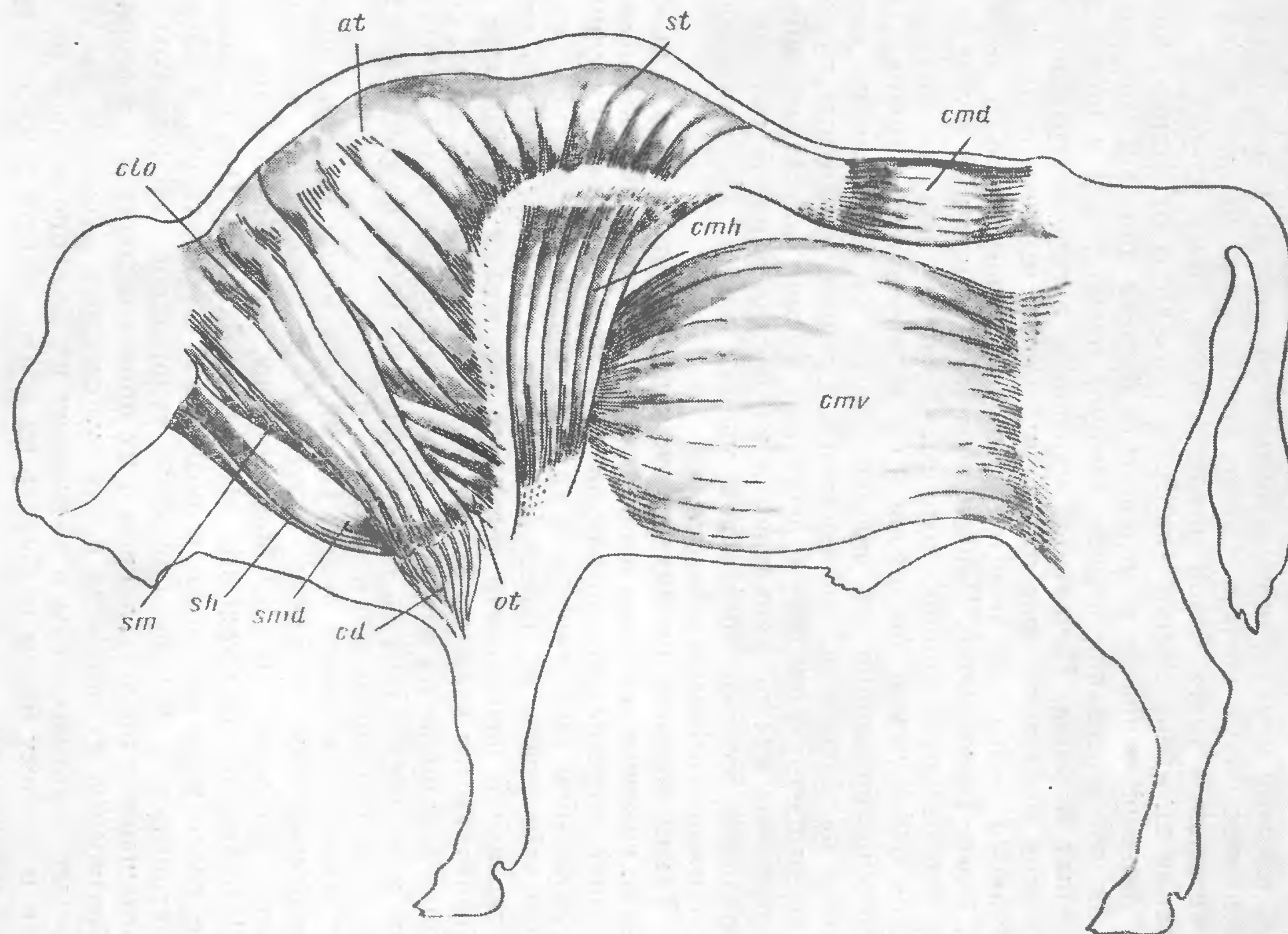
Мышцы плечевого пояса. Целый ряд мышц висцерального и осевого происхождения вторично вступили в контакт с плечевым поясом (mm. trapezius, sternocleidomastoideus, omotransversarius, rhomboideus, subclavius, serratus ventralis, sternomandibularis). Они открываются сразу же после удаления кожи и подкожной мускулатуры, и обычно их рассматривают в начале описания туловищной мускулатуры. Полностью соглашаясь с представлением о их происхождении и с возможной целесообразностью их описания среди туловищных мускулов, мы тем не менее больше заинтересованы в выяснении их функциональной роли в локомоции и поэтому будем разбирать их позже, вместе с мускулатурой передней конечности.

Дорзальные мышцы туловища. Эти мышцы располагаются между остистыми и поперечными отростками позвонков и на дорзальных концах ребер.

M. splenius, пластыревидная мышца (рис. 98), плоская, широкая и

Рис. 97. Мускулатура туловища зубра (поверхностный слой)

at — acromiotrapezius;
cd — clavodeltoideus;
cmd — cutaneus maximus p. dorsalis;
cmh — cutaneus maximus p. humeralis;
cmv — cutaneus maximus p. ventralis;
clo — cleidooccipitalis;
ot — omotransversarius;
sh — sternohyoideus;
sm — sternomastoideus;
smd — sternomandibularis;
st — spinotrapezius



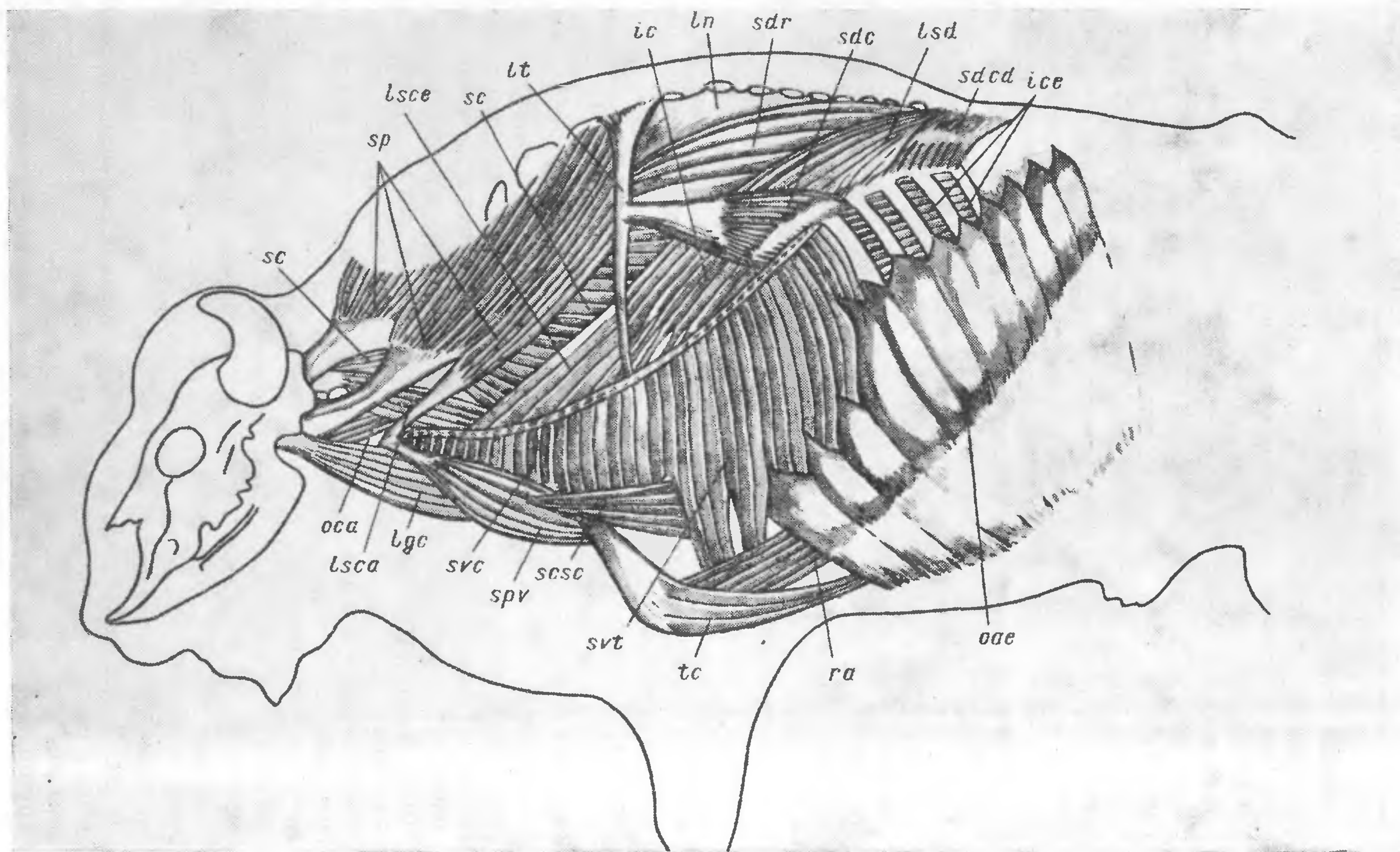
толстая, лежит на шее, прикрытая трапециевидной и частично зубчатой вентральной мышцами. У Мотылька m. splenius начинается сзади на латеральной стороне дорзальных концов остистых отростков I—III грудных позвонков, а также от поперечной связки (fascia spinotransversaris), идущей от реберного бугра I ребра к остистому отростку III грудного позвонка, а впереди от столбиковой части выйной связки, не доходя до затылка на 7 см. У одной из изученных самок m. splenius начинается аналогично таковому Мотылька. Однако у второй самки на одной из сторон m. splenius распространялся несколько дальше назад, захватывая своим началом остистый отросток IV грудного позвонка. У бизона его отхождение схоже с началом у Мотылька. Таким образом, мы ни разу не наблюдали такого каудального захождения m. splenius назад (до остистого отростка V грудного позвонка), как описывал Свежинский [1962]. Наоборот, у наших экземпляров начало m. splenins даже более ограничено, чем у крупного рогатого скота. Очевидно, все эти различия индивидуальны и вряд ли следует считать, что зубры отличаются от крупного рогатого скота большей протяженностью начала этого мускула назад, сопоставляя их с овцами и козами, у которых описано такое же явление [Martin, Schauder, 1938].

Волокна m. splenius направляются вперед и вниз, мускул сильно утолщается и поверхностно подразделяется на три самостоятельно кончающихся зубца. У Мотылька они крепятся на поперечно-реберных отростках III, II шейных позвонков, крыле атланта и самостоятельным тонким сухожилием на затылочном гребне у основания рога, а также сухожильной широкой (11 см) пластинкой, тянущейся от основания рога к ушному отверстию. У обеих самок нет этой сухожильной пластинки и зубца к III шейному позвонку, но есть зубец к IV и V позвонкам. У бизона окончание мускула ближе к таковому Мотылька, кроме дополнительного закрепления на поперечном отростке IV шейного позвонка. Свежинский на своем материале вообще не указывает прикрепления к эпистрофею, его второй зубец идет к атланту, а самый передний — к черепу, тогда как у нас он был связан и с черепом, и с атлантом. Таким образом, вариации как в начале, так и в прикреплении m. splenius достаточно велики у разных экземпляров зубра. Одноименный мускул бизона вполне укладывается в пределы этих вариаций. Следует еще отметить половые и возрастные вариации m. splenius. Если у одиннадцатилетней самки (Рубка) этот мускул составляет всего 7—8% от общей массы (табл. 23) мышц рассматриваемой группы (без mm. multifidus, interspinales et intertransversarii), то у восьмилетнего самца (Мощник) его вес достигает уже 15—16%. У более взрослых зубра (Мотылек) и бизона (Кондор) m. splenius достигает 20—23%.

M. illiocostalis, подвздошнореберная мышца (рис. 98, 99), располагается в спинной и поясничной областях латеральнее и несколько вентральнее m. longissimus dorsi и составляет от 5 до 7% общего веса мышц этой группы (см. табл. 1). Она распадается на поясничную и грудную части. Pars lumborum, значительно уступающая по своему объему (в 3—

Рис. 98. Мускулатура туловища зубра (после удаления подкожных мышц и передних конечностей)

ic — iliocostalis;
ice — intercostalis externus;
lgc — longus capitis;
lsca — longissimus capitis;
lsce — longissimus cervicis;
lsd — longissimus dorsi;
ln — ligamentum nuchae;
lt — ligamentum transversum;
oae — obliquus abdominis externus;
oca — obliquus capitis caudalis;
ra — rectus abdominis;
sc — semispinalis capitis;
spv — scalenus primae costae p. ventralis;
scsc — scalenus supracostalis;
sdr — semispinalis dorsi;
sdc — serratus dorsalis p. cranialis;
sdcd — serratus dorsalis p. caudalis;
sp — splenius;
svc — serratus ventralis p. cervicalis;
svt — serratus ventralis p. thoracalis;
tc — transversus costarum



3,5 раза) спинной, состоит из двух порций. Передняя начинается от поперечно-реберного отростка IV поясничного позвонка и идет одним зубцом к дорзальным концам XIV (последнего) и другим зубцом к XIII ребрам (у Мощника — только к XIV). Более каудальная порция отходит от фасции m. longissimus dorsi, но не срастается с ним, что было описано ранее [Świeżynski, 1962], и кончается на XI ребре. Таким образом, m. iliocostalis вообще не имеет окончания на XII ребре. К конечному сухожилию последней порции подходят мускульные волокна от XIV и XIII ребер. У бизона каудальная порция m. iliocostalis lumborum прирастает к m. longissimus dorsi и вместе с ним доходит до маклока. Конечная ее часть проходит под краниальной порцией и пластинчатым сухожилием (23 мм ширины) прикрепляется на заднем крае XIV ребра. Краниальная порция бизона смещена в своем начале вперед на поперечнореберные отростки III и II поясничных позвонков. Она сливается с зубцом от XIV ребра и оканчивается на XI и X ребрах, т. е. здесь вообще нет прикрепления к XIII и XII ребрам.

Спинная часть — m. iliocostalis dorsi начинается отдельными мышечными зубцами от XIV по V ребро. Каждый зубец идет кранио-вентрально, перекидываясь через несколько сегментов, и ближе к концу (за 1—3 сегмента) переходит в сухожилие, крепящееся на соответствующем ребре. При этом каждый мускульный зубец получает дополнительные мышечные волокна от ребер, которые он пересекает в своем ходе вперед. Так, мышечный зубец от XIV ребра идет вперед до уровня XII ребра, а затем переходит в сухожилие, крепящееся к X ребру. По пути он получает мускульные пучки от XIII и XII ребер. Аналогично через три сегмента к четвертому идет зубец от XIII ребра, но он тянется мускульно до уровня X ребра, крепясь на IX, и получает волокна от всех промежуточных ребер (XII, XI и X). От XII и XI ребер отходят сразу по два зубца, один более латеральный, другой медиальный. Причем латеральный зубец от XII ребра перекидывается через три сегмента к четвертому, получая пучки от всех промежуточных ребер, а медиальный — через четыре к пятому, но мышечные пучки идут к нему только от последних двух промежуточных сегментов (XI и X). Аналогично латеральный зубец от XI ребра, получающий пучок от всех промежуточных ребер, короче (через четыре сегмента к пятому, т. е. к VI ребру) медиального (через пять сегментов к шестому, т. е. к V ребру), получающего пучки по-прежнему только от двух последних промежуточных ребер. От X ребра вообще нет самостоятельного мышечного зубца, хотя отдельные мускульные волокна, отходящие от него вливаются в соответствующие зубцы от XIV по XI ребра. Зубец от IX ребра перекидывается через четыре сегмента к пятому и получает волокна от VIII и VII ребер, т. е. двух последних промежуточных. Зубец от VIII ребра проходит так же, но дополнительные волокна к нему идут только от VII ребра. Зубец от VII ребра также проходит через четыре сегмента к пятому (II ребро) и имеет два дополнительных зубца. А вот мышечные зубцы от VI и V ребер слиты в одно брюшко, идущее к I ребру и поперечнореберному

Рис. 99. Мускулатура туловища зубра (третий слой)

ic — iliocostalis;
icsi — intercostalis internus;
lgc — longus capitis;
lsa — longissimus atlantis;
lsca — longissimus capitis;
lsce — longissimus cervicis;
lsd — longissimus dorsi;
ln — ligamentum nuchac;
md — multifidus dorsi;
oai — obliquus abdominis internus;
oh — omohyoideus;
ra — rectus abdominis;
sc — semispinalis capitis;
spd — scalenus primae costae dorsalis;
spv — scalenus primae costae ventralis;
scsc — scalenus supracostalis;
sh — sternohyoideus;
sm — sternomastoideus;
ta — transversus abdominis;
tc — transversus costarum

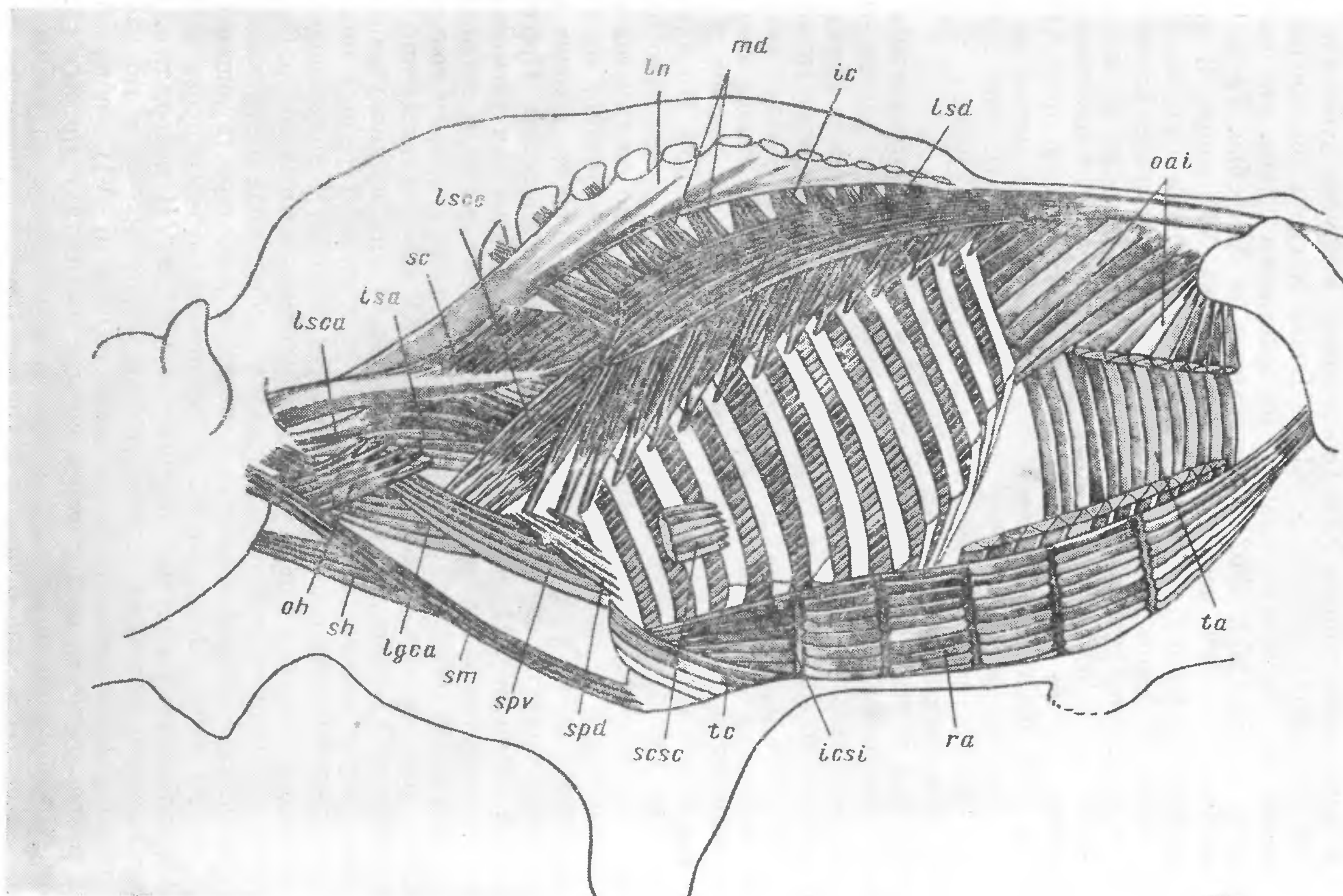


Таблица 23. Развитие мышц туловища зубра и бизона
(*а* – абсолютный вес в кг; *б* – в процентах к весу мышц комплекса)

Мышцы	Кондор		Мотылек		Мощник		Рубка	
	а	*б*	*а*	*б*	*а*	*б*	*а*	*б*
Splenius	3,97	20,7	3,81	20,9	2,33	15,1	0,82	7,3
Iliocostalis	1,18	6,2	1,11	6,1	0,99	6,4	0,55	4,9
Longissimus dorsi thoracalis	4,11	21,5	5,46	30,0	6,67	43,2	2,71	24,1
Longissimus dorsi lumbalis	1,24	6,5					2,51	22,3
Longissimus cervicis	0,50	2,6	0,61	3,3			0,36	3,2
Semispinalis dorsi et cervis	3,19	16,7	4,46	24,4	2,04	13,2	2,02	17,9
Longissimus atlantis	0,42	2,2	0,90	4,9	0,38	2,5	0,13	1,2
Longissimus capitis	0.74	3,9	0,86	4,7	0,57	3,7	0,25	2,2
Semispinalis capitis	3,80	19,8	1,07	5,9	2,50	16,2	1.94	17,3
Дорзальные мышцы позвоночника	19,15	–	18.28	–	15,48	–	11,28	
Longus colli	0,70	32,4	–	–	–	–	0,35	36,0
Longus capitis	0,48	22,1	–	–	0,86	–	0,22	22,7
Longus atlantis	0,69	31,8	–	–	–	–	0,19	19,6
Omohyoideus	0,13	6,0	–	–	0,10	–	0,05	5,2
Sternohyoideus	0,08	3,7	–	–	0,12	–	0,08	8,2
Sternothyroideus	0,09	4,2	–	–	0.14	–	0,08	8,2
Вентральные мышцы позвоночника	2,17	–	–	–	–	–	0,97	
Obliquus capitis cranialis	0,12	12,2	0,08 *	7,2	0,06	6,5	0,04	6,7
Obliquus capitis caudalis	0,44	44,8	0,63	56,7	0,56	60,2	0,33	55,0
Rectus capitis dorsalis major	0,20	20,4	0,24	21,6	0,17	18,3	0,12	20,0
Rectus capitis dorsalis minor	0,16	16,3	0,12	10,8	0,11	11,8	0,09	15,0
Rectus capitis lateralis	0,06	6,1	0.04 *	3,6	0,03 *	3,2	0,02	3,3
Глубокие шейные мышцы	0,98	–	1,11	–	0,93	–	0.60	–
Transversus costarum	0,21	12,2	0,20	11,1	0,21	14,5	0,07	8,7
Serratus dorsalis cranialis	0,19	11.0	0,21	11,7	0,21	14,5	0,10	12,3
Serratus dorsalis caudalis	0,08	4,7	0,13	7,2	0,05	3,5	0,08	9,9
Scalenus supracostalis	0.59	34,4	0,45	25,0	0,36	24.8	0,18	22,2
Scalenus primae costae p. dorsalis	0,03	1.7	0,03	1,7	0,05	3,5	0,04	4,9
Scalenus primae costae p. ventralis	0,62	36,0	0,78	43,3	0,57	39,4	0,34	42.0
Мышцы грудной стенки	1.72	–	1,80	–	1,45	–	0,81	–
Obliquus abdominis externus	2,29	31,5	2,86	–	1,99	26,4	1,64	29,8
Obliquus abdominis internus	1,77	24,4	–	–	2,08	27,6	1,46	26,4
Rectus abdominis	1,97	27,1	–	–	2,18	28,8	1,61	29,2
Transversus abdominis	1,23	16,9	–	–	1,31	17.3	0,81	14,7
Брюшные мышцы	7,26	–	–	–	7.56	–	5,52	

* Примерный вес.

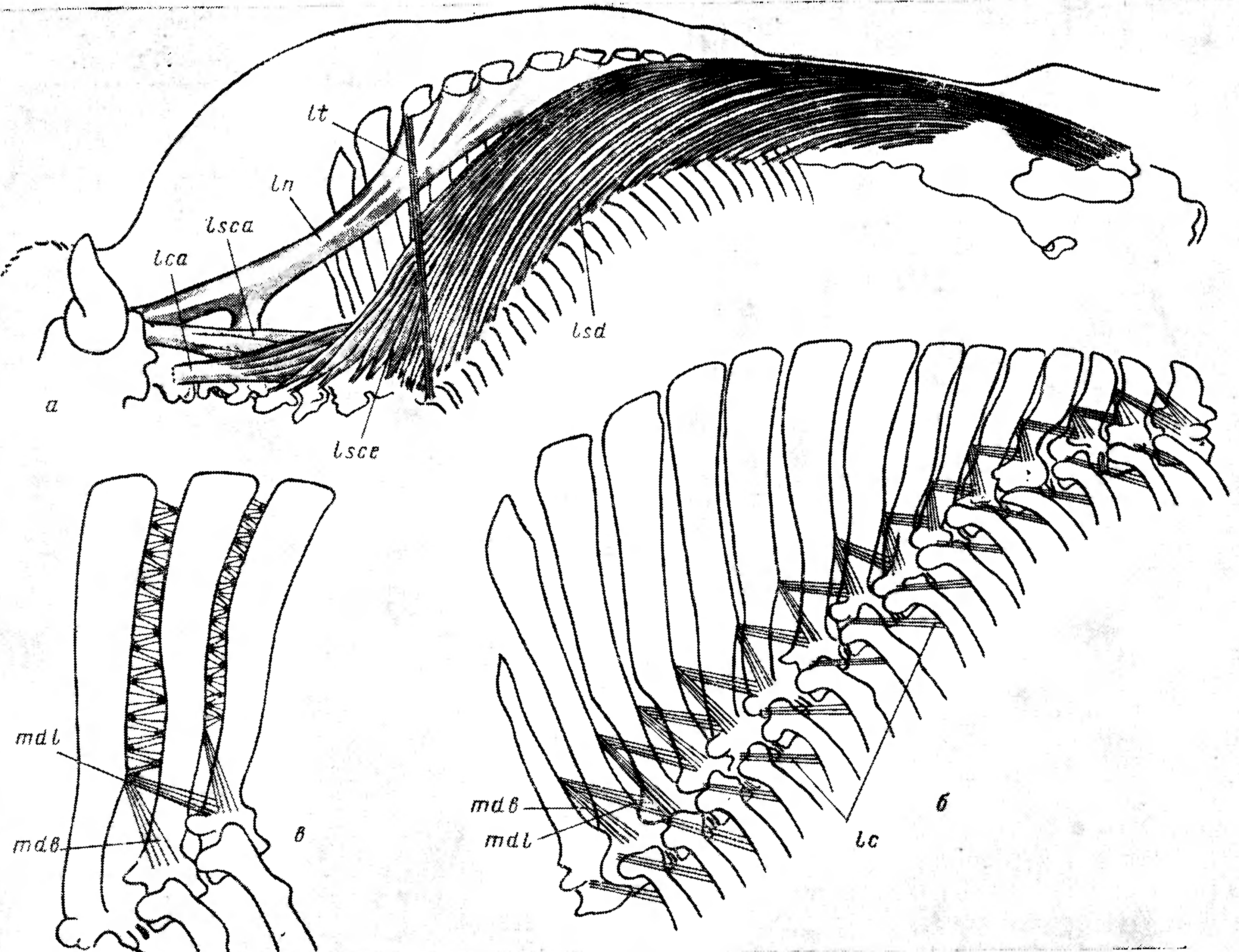

lt
ln
lsca
lca
lsd
lsce
a
mdl
mdв
в
mdв
mdl
lc
б

Рис. 100. Мускулатура туловища зубра

а — четвертый слой;
б — схема глубоких мышц позвоночного столба;
в — mm. interspinales;
lsa — longissimus atlantis;
lsca — longissimus capitis;
lsce — longissimus cervicis;
lsd — longissimus dorsi;
ln — ligamentum nuchae;
lc — levator costarum;
mdb — multifidus dorsi caput brevis;
mdl — multifidus dorsi c. longus

отростку VII шейного позвонка, не получая никаких волокон от промежуточных сегментов. Таким образом, внутренняя структура этой части m. iliocostalis у зубра намного сложнее, чем это было описано ранее [Świeżynski, 1962]. У бизона последние два зубца (от XIV и XIII ребер), как и у зубра, перебрасываются через три сегмента на четвертый, но отходят они от каждого ребра сразу двумя сухожилиями, более узким (4 мм) дистальным и широким (36 мм) проксимальным. От остальных ребер отхождение только одним сухожилием. Как и у Мотылька, наиболее краниальный зубец крепится на поперечнореберном отростке VII шейного позвонка. Такую же картину наблюдал Свежинский [1962] у одного из шести исследованных зубров. Этот автор считал зубец, крепящийся на шейном позвонке, соответствующим шейной части m. iliocostalis крупного рогатого скота.

M. longissimus, длиннейшая мышца (рис. 98—100), простирается от крестца и подвздошной кости до головы, будучи прикрыта в шейной области m. splenius, далее назад m. serratus dorsalis. Она подразделяется на четыре самостоятельные мышцы: m. longissimus dorsi et lumborum, располагающийся в поясничной и спинной области медиодорзальнее m. iliocostalis, и более краниальные mm. longissimus cervicis, long. atlantis long. capitis.

M. longissimus dorsi et lumborum, длиннейшая мышца спины и поясницы — наиболее мощная из всех мышц данного комплекса. Она составляет у достигших полного развития самцов как зубра, так и бизона 25—30% от общего веса этих мышц, у сравнительно молодого самца — зубра (Мощник) — около 40%, а у одной из самок (Рубка) — даже 47—48% (см. табл. 23). Фактически это соотношение обратно отмеченному выше для m. splenius, так что, возможно, усиленное развитие последнего у взрослых самцов связано с относительным ослаблением m. longissimus dorsi et lumborum. Интересно, что в абсолютных величинах вес этого мускула у самки близок к его весу у значительно более тяжелых самцов (вес всех мышц этого комплекса в 1,6—1,8 раза больше чем у самки). В области поясницы описываемая мышца плохо дифференцируется от остальных разгибателей спины. Наиболее каудальные его волокна (практически латеральные пучки нераздельной мышечной массы, включающей также m. spinalis и m. semispinalis dorsi) отходят от переднего края крыла подвздошной и всех остистых отростков крестцовой костей и идут к поперечнореберным отросткам всех, кроме последнего, поясничных позвонков. Более передняя часть мускула краниальнее III поясничного позвонка уже обособлена от m. spinalis et semispinalis dorsi. Она начи-

нается от суставных и поперечнореберных отростков поясничных позвонков, сосцевидных и поперечных отростков задних грудных и смежных концов ребер. Далее вперед, начиная с IX—VIII ребер, отхождение ограничено сосцевидными и поперечными отростками грудных позвонков вплоть до III, где мускул уже полностью оттеснен от позвоночного столба началом m. longissimus cervicis. Оканчивается эта часть m. longissimus dorsi на последних семи ребрах выше окончания m. iliocostalis. Чем дальше вперед, тем выше по ребру помещается это прикрепление. Так, уже на VII ребре мускул кончается только на бугорке, не спускаясь ниже на само ребро. Начиная с V ребра окончания становятся сухожильными, далее вперед эти сухожилия удлиняются. Наиболее краниальное окончание мускула приходится на поперечнореберный отросток последнего шейного позвонка. Часть мышечных волокон m. longissimus dorsi закрепляется на поперечной связке (ligamentum transversum), простирающейся от верхушки остистого отростка III грудного позвонка до бугра I ребра.

M. longissimus cervicis, длиннейшая мышца шеи (см. рис. 98—100, *а*), располагается непосредственно краниальнее и дорзальнее m. longissimus dorsi и латеральнее m. semispinalis сзади и m. longissimus atlantis спереди. Она начинается от сосцевидных отростков I—VII (у Рубки и Рогатки — I—VIII) грудных позвонков под соответствующими пучками m. longissimus dorsi и кончается на поперечнореберных отростках III—VII шейных позвонков. У бизона отхождение захватывает также поперечнореберные отростки V—VII шейных позвонков, но окончание его сходно с таковым зубра.

M. longissimus atlantis, длиннейшая мышца атланта (рис. 98—100), начинается от сосцевидных отростков III—VII шейных позвонков и поперечного отростка I грудного позвонка, т. е. так же как было отмечено ранее только у 1 из 5 исследованных Свежинским экземпляров (у остальных мускул не проникал каудальнее VI шейного позвонка). Мускул идет к заднему краю крыла атланта, где помещается его мясистое окончание, прикрытое сухожильным зеркалом концевой части m. splenius и мышечной частью m. longus colli. У бизона m. longissimus atlantis не отличается от таковых наших экземпляров зубров.

M. longissimus capitis, длиннейшая мышца головы (рис. 98—100, *а*),— наиболее передняя часть m. longissimus, она начинается от суставных отростков III—VII шейных и I грудного (а у бизона и II грудного) позвонков латеральнее начальных зубцов m. semispinalis capitis. Волокна плоского брюшка мускула конвергируют вперед и переходят в крепкое сухожилие, которое оканчивается на самом латеральном конце затылочной кости в месте соединения ее с os petrosum. На одной из сторон Мотылька, как у бизона и зубров, исследованных Свежинским, окончание m. longissimus capitis сращено с соответствующей частью m. splenius. Однако у остальных наших зубров такого соединения не наблюдалось.

Все три последние мышцы в сумме составляют от 6 до 8% общего

веса данного комплекса у Рубки, 8,5—9% у бизона (Кондор) и около 13% у Мотылька (см. табл. 23). Таким образом, налицо общее усиление этих мышц у взрослых самцов по сравнению с самками. Однако если m. longissimus atlantis et capitis увеличиваются, особенно первый, то m. longissimus cervicis остается неизменным (от 2,5 до 3,5%). Длиннейшая мышца атланта у сравнительно молодого Мощника вдвое тяжелее одноименной мышцы Рубки, самки бо́льшего возраста (судя по средним цифрам, 2,6% против 1,2%), а у Мотылька даже в 4,5 раза (5,1%). Однако у взрослого бизона разница с самкой зубра относительно меньше (2,3%). Аналогичны соотношения и m. longissimus capitis: у Рубки — 2,3%, у Мощника — 3,8%, у бизона — 4,0%, у Мотылька — 4,9%. Все это свидетельствует о половых различиях мышц, связанных с шеей и головой. В то же время обращает на себя внимание несколько меньшее развитие этих мускулов у самцов бизона, чем у самцов зубра.

M. semispinalis capitis, полуостистая мышца головы (рис. 98, 99), обнажается после удаления m. splenius и m. longissimus capitis. Это мощная (от 16 до 21% от общего веса мышц комплекса, см. табл. 23) перистая в своем начале мышца. Ее волокна отходят в каудальной части от поперечных отростков первых 9 грудных позвонков (10 у бизона), направляясь краниально и несколько дорзально, и от особой поперечно расположенной сухожильной пластинки, идущей от последнего из этих грудных позвонков вперед и дорзально к выйной связке на уровне второго грудного позвонка. Последние волокна идут краниовентрально, что и создает перистость начальной части мышцы. Далее вперед, в шейной области, мышца принимает целый ряд волокон от поперечнореберных отростков II—VII шейных позвонков (или III—VII, в этом случае к фасции m. obliquus capitis caudalis идет тонкий апоневроз, замещающий зубец от II позвонка). На одной из сторон бизона обнаружен также мускульный зубец от крыла атланта. Оканчивается m. semispinalis capitis сильным плоским сухожилием латеральнее прикрепления выйной связки на одной трети затылочного гребня. У бизона место прикрепления обширнее — оно захватывает $^3/_4$ гребня. Несмотря на ожидаемое увеличение веса этой мышцы у самцов (у них отмечается утолщение [Свежинский, 1962]), никаких достоверных отличий между полами мы не обнаружили.

M. spinalis et semispinalis dorsi et cervicis, остистая и полуостистая мышца спины и шеи (рис. 98, 99), имеет веретеновидную форму и лежит на остистых отростках медиальнее m. longissimus dorsi, а впереди — и от m. semispinalis capitis. Вес мышцы варьирует от 15 до 19% общего веса комплекса (см. табл. 23), различия носят характер индивидуальных вариаций. Мышца имеет сложное внутреннее строение, но отдельные ее части дифференцируются с трудом. Наиболее каудальная часть мускула начинается сухожильными тяжами от верхушек остистых отростков III—I поясничных (IV—I у бизона), верхушек и несколько более вентральных частей остистых отростков XIV—XIII грудных позвонков, далее вперед отхождение все более спускается вниз по боковой

стороне остистых отростков грудных позвонков и, начиная с XII грудного позвонка, становится мускульным. От области XII—XIII грудных позвонков, кроме сухожильных тяжей, идущих от остистых отростков, появляются тяжи сзади сухожильные, далее вперед мышечные, отходящие от сосцевидных отростков позвонков. Эту часть мускула можно рассматривать как собственно m. semispinalis dorsi в противовес предшествующей (m. spinalis dorsi).

От начальных сухожильных тяжей, о которых шла речь выше, с их внутренней поверхности отходят вперед и дорзально мускульные волокна, образующие отдельные мускульные брюшки, переходящие опять в сухожилие и оканчивающиеся на верхушках остистых отростков VII—V грудных позвонков (это латеральная порция m. spinalis dorsi). Медиальную порцию составляют мышечные пучки, начинающиеся на боковой поверхности остистых отростков и перекидывающиеся через несколько сегментов к окончанию по заднему краю остистых отростков. Спереди латеральная поверхность этой порции несет сухожильное зеркало (идет до уровня V грудного позвонка), от которого отходят мускульные волокна, образующие шейную часть остистой и полуостистой мышцы и кончающиеся на остистых отростках VII—III шейных позвонков. Окончание зубцов полуостистой мышцы спины расположено наиболее дорзально на остистых отростках I и II грудных позвонков (эти зубцы идут от IV и III грудных позвонков), где они, пройдя под выйной связкой, показываются на самой верхушке отростков. Далее назад их прикрепление опускается по соответствующим остистым отросткам ниже, будучи полностью закрыто выйной связкой, вплоть до основания отростка у XII грудного позвонка. Всего насчитывается 12 таких зубцов, начинающихся на III—XIV грудных позвонках и кончающихся соответственно на I—XII позвонках. Далее назад эти зубцы не прослеживаются.

После удаления длиннейших мышц спины и шеи обнажается выйная связка ligamentum nuchae (см. рис. 100), парная столбиковая часть которой начинается от остистых отростков II—XII грудных позвонков (у Мощника до XIII, у бизона до II поясничного), причем у трех последних от их верхушек, а у остальных несколько вентральнее верхушек и от боков остистых отростков. Она идет вперед к черепу, где оканчивается на специальных затылочных шероховатостях. От столбиковой части связки в области остистого отростка I грудного позвонка и далее вперед начинается также парная пластинчатая часть, идущая вентрокраниально к остистым отросткам эпистрофея и III шейного позвонка. Более утонченная непарная пластинчатая порция выйной связки отходит от переднего края остистого отростка VII шейного позвонка и кончается на остистых отростках III—VI шейных позвонков.

Надостистой свяки (ligamentum supraspinale) каку зубра, так и у бизона нет.

M. multifidus, многораздельная мышца (рис. 100, *б*) состоит, как показывает само название, из мышечных пучков с самостоятельным началом и окончанием, не обменивающихся волокнами со смежными пучками.

Они лежат непосредственно на позвоночном столбе у основания остистых отростков и несколько условно подразделены на шейные и спинные (m. multifidus cervici и multifidus dorsi). Спинная часть мышцы начинается от сосцевидных отростков всех поясничных и грудных позвонков. Причем от каждого позвонка отходит по два пучка. Один из них короче, волокна его направлены более дорзально к заднему краю остистого отростка предшествующего позвонка (эти односегментные пучки носят название mm. rotatores brevi). Второй пучок более длинный, его волокна направлены более краниодорзально, они перебрасываются через один сегмент и крепятся на заднем крае следующего позвонка (mm. rotatores longi). Поскольку на всем протяжении позвоночного столба длина всех этих мышечных пучков почти не изменяется, то сзади, где остистые отростки короче (у последних трех грудных и поясничных позвонков), они достигают их верхушек, спереди же ограничены вентральной третью их длины. Шейная часть мышцы также состоит из отдельных мышечных пучков, которые начинаются от суставных отростков II—I грудных и VIII—III шейных позвонков и кончаются на VII—IV шейных позвонках и эпистрофее (от II th к VIIc; от I th к VII и VIc; от VIIc к VI и Vc; от VIc к V и IVc; на III вообще нет прикрепления мышечных пучков, а к эпистрофею подходит общая мускульная масса с зубцами, отходящими от V—III шейных позвонков). Помимо той части мускула, что подходит к эпистрофею, мы не нашли у наших экземпляров ни одного мышечного пучка m. multifidus, перебрасывающегося через два и большее количество сегментов, которые были отмечены в грудной области Свежинским [1962].

Ряд коротких дорзальных мускулов туловища располагается между остистыми отростками (mm. interspinales, межостистые мышцы, рис. 100, *b*), и поперечными отростками (mm. intertransversarii, межпоперечные мышцы, рис. 101, 102). Mm. interspinales состоят из мышечных пучков, широко и мясисто начинающихся на переднем (или заднем) крае остистого отростка, волокна которых идут вперед (или назад), конвергируя в узкие сухожилия, кончающиеся соответственно на заднем или переднем крае смежного позвонка. Все межостистое пространство выше окончания m. multifidus заполнено такими мышечными «треугольниками», вставленными один в другой. Особенно развиты эти мускулы в передней части грудной клетки, где остистые отростки особенно длинны, каудальнее они постепенно утончаются и подвергаются сухожильному перерождению, так что в поясничной области мышечные волокна этих мускулов не прослеживаются.

Mm. intertransversarii развиты лишь в поясничной и шейной (рис. 101, 102) областях позвоночного столба. В первой они представлены слабыми мышечными пластинками, расположенными между поперечнореберными отростками. Дорзальные их волокна очень тесно связаны с вышележащими волокнами m. longissimus dorsi. Вентральная поверхность несет сухожильные зеркала, образующие межпоперечную связку (lig. intertransversarii). Шейная часть развита значительно сильнее и хорошо

дифференцируется на два слоя. Дорзальный слой образован мышечными пучками, которые начинаются на переднем крае поперечнореберного отростка и идут вперед и несколько вверх к заднему краю впереди лежащего одноименного отростка, распространяясь по нему до суставного отростка. Вентральные пучки идут от задней части вентральных бугров поперечнореберных отростков к переднему краю аналогичных бугров впереди лежащих или через сегмент к заднему краю бугра следующего по счету позвонка. Через сегмент проходят наиболее вентральные пучки. Общее направление этих пучков — вперед и несколько вниз. Дорзальные mm. intertransversarii идут вперед вплоть до эпистрофея, вентральные только до третьего шейного позвонка.

Глубокие короткие шейные мышцы. Эта группа из 6 мышц лежит в передней части шеи, связывая атлант и эпистрофей с черепом.

M. obliquus capitis caudalis, косая каудальная мышцы головы (см.

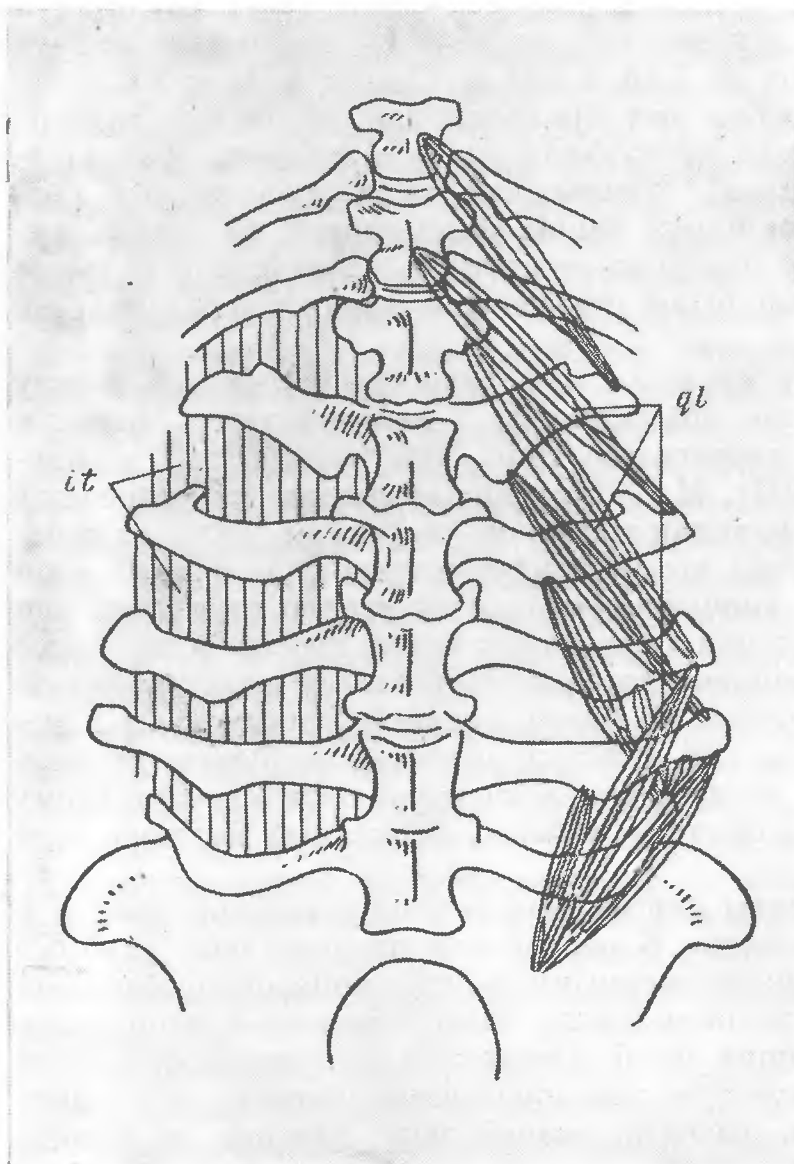


Рис. 101. M. quadratus lumborum зубра (схема)

ql — quadratus lumborum;
it — intertransversarii

←

→

Рис. 102. Глубокие шейные мышцы зубра (схема)

itd — intertransversarius dorsalis;
itv — intertransversarius ventralis;
mcb — multifidus cervicis caput brevis;
mcl — multifidus cervicis caput longus;
lga — longus atlantis;
lgca — longus capitis;
lgc — longus colli;
oca — obliquus capitis caudalis;
ocr — obliquus capitis cranialis;
rcdm — rectus capitis dorsalis major;
rcdmn — rectus capitis dorsalis minor;
rcl — rectus capitis lateralis;
rcv — rectus capitis ventralis

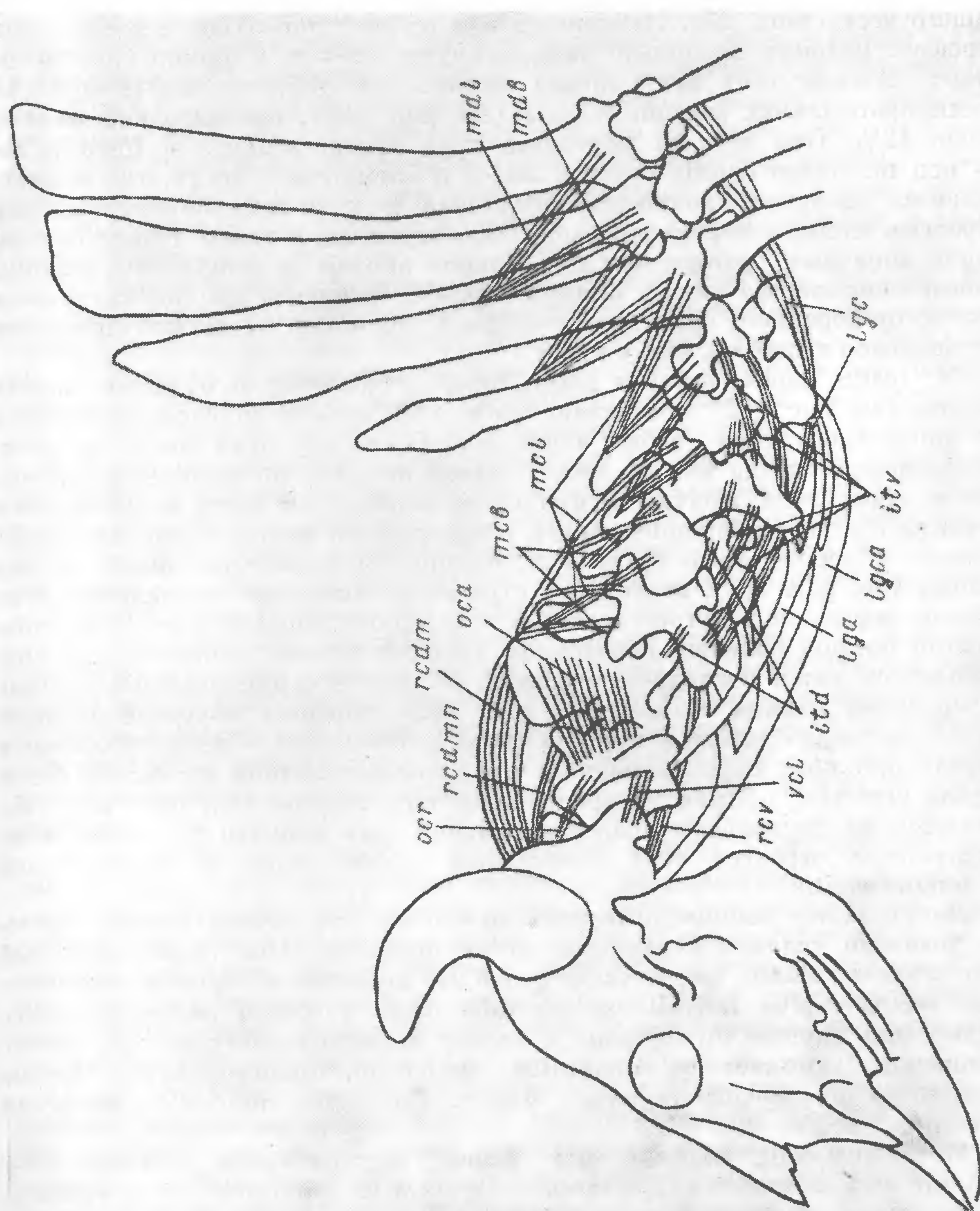

mdl
mdв
lgc
mcl
ltv
mcв
lgca
oca
lga
rcdm
rcdmn
ltd
vcl
rcv
ocr

рис. 102), наиболее мощная мышца комплекса, составляющая 45% от их общего веса (табл. 23). Начинается она от всей поверхности гребня эпистрофея, волокна несколько конвергируют вперед к прикреплению по всему латеральному краю крыла атланта. M. obliquus capitis cranialis, косая краниальная мышца головы (см. рис. 102), сравнительно мала — около 12%. Она идет от переднего края крыла атланта и fossa atlantis под m. rectus capitis dorsalis major к затылочной кости, где и оканчивается вдоль затылочно-теменного шва у основания парамастоидного отростка. Более вентральная часть этого мускула, в своем начале связанная с конечным сухожилием mm. longus atlantis et longissimus atlantis, иногда описывается как m. atlantooccipitalis. У бизона мышца начинается только от переднего края дуги атланта, а кончается на затылочной кости латеральное и глубже, чем у зубра.

M. rectus capitis dorsalis major, прямая дорзальная большая мышца головы (см. рис. 102), составляет около 17% веса комплекса, начинается от дорзального края гребня эпистофея. Более глубокая часть волокон, описываемая иногда как m. rectus capitis dorsalis intermedius, практически не обособлена. Кончается мускул на затылочной кости под конечным сухожилием m. semispinalis capitis, с которым он иногда более или менее связан. M. rectus capitis dorsalis minor, прямая дорзальная малая мышца головы (см. рис. 102), несколько уступает по величине предыдущей. Она идет от дорзального бугорка атланта и середины переднего его края, прикрытая прямой большой дорзальной мышцей головы, к черепу, где прикрепляется ниже последнего мускула. M. rectus capitis lateralis, прямая латеральная мышца головы (см. рис. 102), образует короткое брюшко, начало которого лежит в fossa atlantis, а окончание — на медиальном и каудальном крае парамастоидного отростка затылочной кости. M. rectus capitis ventralis, прямая вентральная мышца головы (см. рис. 102), начинается на каудальном крае вентральной дуги атланта и кончается на мускульном отростке тела затылочной кости рядом с закреплением m. longus capitis.

Вентральные мышцы позвоночного столба. Эта группа мышц выделена довольно условно в целях удобства описания. Она включает целый ряд длинных мышц, соединяющих шейные позвонки с черепом (короткие mm. rectus capitis lateralis et ventralis из-за удобства рассматривались выше) или идущие от грудины к гиоиду и щитовидному хрящу. Особое положение занимает m. quadratus lumborum, топографически весьма удаленный от предшествующих мышц. Он будет описан с мышцами крестца.

M. longus colli, длинная мышца шеи, составляющая у бизона 30—35% от веса комплекса (без веса m. quadratus limborum), подразделена на две части, грудную и шейную, которые располагаются на вентральной поверхности соответствующих областей позвоночного столба и различаются как положением, так и направлением волокон. Грудная часть, волокна которой идут продольно, начинается от вентральной поверхности VI—I грудных позвонков и оканчивается сухожилием на каудальном

крае вертикальной пластинки поперечнореберного отростка VI шейного позвонка. От краниального края той же пластинки начинаются наиболее каудальные волокна шейной части m. longus colli, часть их идет глубже к гребню тела V шейного позвонка, более поверхностные волокна крепятся дальше вперед к гребню тела IV шейного позвонка. Аналогично ведут себя мышечные волокна, начинающиеся на более передних позвонках (V—II шейных). Волокна, идущие от эпистрофея, прикреплены на вентральном бугорке и заднем крае вентральной дужки атланта. Таким образом, направление волокон в шейной области не продольное, а медиокраниальное.

M. longus capitis, длинная мышца головы (см. рис. 98, 99, 102), мощная мышца, уступающая по весу лишь предыдущей и m. longus atlantis (21—23% у самца бизона Кондора и чуть меньше у самки зубра — Рубки, но у сравнительно молодого самца Мощника, вес которого заметно уступал общему весу Кондора, абсолютный вес m. longus capitis в 1,7—1,9 раз превышал вес одноименного мускула последнего[28], т. е. опять мы убеждаемся, что некоторые шейные мышцы самцов зубров развиты сильнее, чем у бизонов. Мускул начинается от вентральной пластинки поперечнореберного отростка VI—III шейных позвонков ниже отхождения m. longus atlantis. Длинное брюшко m. longus capitis в тесной связи с m. sternocleidomastoideus прикрепляется на основании черепа и височной кости (у бизона нет окончания на височной кости).

M. longus atlantis, длинная мышца атланта (см. рис. 102), составляет 30—33% от общего веса комплекса у бизона, но всего 20% у Рубки; начинается от вентральной пластинки поперечнореберных отростков VI—II шейных позвонков, ниже отхождения m. longus capitis, а кончается сухожильно по каудальному краю атланта (у бизона есть дополнительные прикрепления к поперечнореберным отросткам III и II шейных позвонков).

M. sternohyoideus, грудиноподъязычная мышца (рис. 99, 105), начинается вместе с m. sternothyroideus, грудинощитовидной мышцей (рис. 105), от рукоятки грудины медиальнее m. sternomastoideus. На середине шеи общая масса мышечных волокон разделяется на более поверхностную часть, прилегающую к вентральной стороне трахеи и кончающуюся на подъязычной кости, и более глубокую, перекидывающуюся через щитовидную железу и идущую к дорзолатеральному краю щитовидного хряща.

M. omohyoideus, плечеподъязычная мышца (см. рис. 99), начинается шестью сухожильными зубцами от глубокой шейной фасции в области III шейного позвонка. Плоское относительно широкое его брюшко (вес мышцы у бизона около 6% веса мышц этой группы) с волокнами, идущими краниовентрально, кончается на подъязычной кости.

[28] К сожалению, не все мышцы этой группы были взвешены у Мощника и у Мотылька, так что относительный вес их привести нельзя.

Мышцы грудной стенки. Mm. scaleni, лестничные мышцы, лежат между ребрами и шейными позвонками и представлены двумя отдельными мышцами. M. scalenus supracostalis, лестничная надреберная мышца (см. рис. 98, 99), с плоским брюшком, лежащим на латеральной стенке груди под зубцами m. serratus ventralis, начинается от нижней части II—IV ребер, отделяя тем самым грудную часть m. serratus ventralis от шейной, от головки I ребра и поперечнореберного отростка VII шейного позвонка, а кончается на поперечнореберных отростках V и IV шейных позвонков. У бизона мускул согласуется с вышеприведенным описанием, хотя он, возможно, несколько больше развит, чем у самцов зубров (его вес составляет 33—36% от общего веса мышц этой группы против 24—25% у самцов зубров), но у одной из исследованных самок (Рубка) отсутствовало отхождение от II—IV ребер. Свежинский на своем материале вообще не отмечал отхождения этой мышцы от I ребра и VII шейного позвонка, а прикрепление указано только на V шейном позвонке.

M. scalenus primae costae, лестничная мышца первого ребра (см. рис. 98, 99), у бизона примерно равна предыдущей (34—40%), но у зубров она значительно превышает ее (42—45%). Эта мышца состоит из двух частей, маленькой дорзальной (от 2 до 5%) и большой вентральной (37—43%). Pars dorsalis начинается от латеральной поверхности средней части первого ребра и от переднего ее края выше отхождения вентральной части, и образует брюшко, которое кончается на поперечнореберном отростке VII шейного позвонка. Pars ventralis начинается от переднего края средней пятой части I ребра. Ее широкое плоское брюшко кончается самостоятельными зубцами, под конец сухожильными, на поперечнореберных отростках IV—VII шейных позвонков (у бизона также на III, у зубров Снежинского на V—VII шейных). Таким образом, как места отхождений, так и прикреплений этих двух мускулов довольно широко варьируют, что делает нецелесообразным сравнение по этим признакам, например, с козами [Świeźynski, 1962].

M. transversus costarum, поперечнореберная мышца (см. рис. 98, 99), составляющая 12—16% от общего веса разбираемых мышц, располагается на латеральной поверхности груди в виде широкого и относительно толстого брюшка. Начинается мускул плоским сухожилием от латерального края III—V или III—IV сегментов грудной кости, практически без отхождения от смежных частей реберных хрящей (по Свежинскому, начало только на IV реберном хряще), а кончается мышечно на латеральной трети I ребра.

M. serratus dorsalis, дорзальная зубчатая мышца (см. рис. 98), подразделяется на две, краниальную и каудальную. Первая начинается плоским сухожилием от ligamentum transversum, соединяющего бугорок I ребра с остистым отростком IV грудного позвонка и дающего также начало m. splenius (к нему с латеральной стороны прирастает также внутреннее сухожильное зеркало m. serratus ventralis). У изученных самок волокна плоского брюшка идут, слегка дивергируя каудовентрально и прикрепляются отдельными зубцами на заднем крае VI, переднем крае

VII, на латеральной стороне (поперек) VIII и IX и на переднем крае X ребер непосредственно дистальнее окончания m. iliocostalis. У Мощника m. serratus dorsalis cranialis не заходит дальше IX ребра, а у Мотылька прикрепление даже ограничено передними краями только VII и VIII ребер. У бизона окончание связано с VII—IX ребрами. Таким образом, индивидуальные вариации m. serratus dorsalis cranialis у зубров достаточно велики и мускул бизона укладывается в их пределы. У крупного рогатого скота прикрепление смещено вперед к IV—IX ребрам [Martin, Schauder, 1938], у овец и коз к IV—VII, у Cervus elaphus к V—VIII [Reiser, 1903]. Интересно, что у индийского буйвола и зебу краниальная дорзальная зубчатая мышца полностью редуцирована [Moulin, 1924].

M. serratus dorsalis caudalis (см. рис. 98) начинается от fascia lumbodorsalis на уровне трех первых поясничных позвонков, мышечные волокна идут краниовентрально и прикрепляются на дорзальной пятой части последних двух ребер (у Мощника только на предпоследнем), причем передний зубец проникает под m. intercostalis externus. Свежинский (1962) на своем материале описал несколько более сложную картину: мало того, что имеются три зубца к трем последним ребрам, каждый из них еще расслаивается на глубокую порцию, идущую аналогично указанному нами выше, и поверхностную, кроющую m. intercostalis externus. Обе порции затем соединяются и крепятся в тесной связи с m. intercostalis internus. У крупного рогатого скота прикрепление захватывает еще большее количество ребер (X—XIII [Martin, Schauder, 1938)], у овец и коз IX—XIII, у Cervus elaphus X—XIII [Reiser, 1903], у буйвола VI—XIII [Moulin, 1924].

Mm. levatores costarum, подниматели ребер (см. рис. 100),— короткие мышцы, идущие от реберных бугорков и поперечных отростков грудных позвонков к переднему краю следующего ребра.

Mm. intercostarum externi et interni, наружные (см. рис. 98) и внутренние (рис. 99) межреберные мышцы, заполняют межреберное пространство. Они различаются направлением своих волокон: краниодорзальным, сзади более горизонтальным, у наружных мышц и краниовентральным у внутренних.

M. lumbocostalis, поясничнореберная мышца, идет от поперечнореберного отростка I поясничного позвонка и кончается на заднем крае последнего ребра в тесной связи с зубцом m. serratus dorsalis caudalis, связанного с этим ребром.

M. transversus thoracis, поперечная грудная мышца, расположена на внутренней (дорзальной) поверхности грудины и реберных хрящей. Она состоит из мускульных брюшков, идущих от грудины (по медиальной линии), начиная от уровня II sternebrae, к прикреплению на II—VIII реберных хрящах и стернальных концах соответствующих ребер.

Брюшные мышцы. M. obliquus abdominis externus, наружная косая брюшная мышца (см. рис. 98), образует поверхностный слой брюшной стенки. Сверху она прикрыта большой подкожной мышцей. Начинается

она мясистыми зубцами от наружной поверхности V—XIII ребер, межреберных мышц и фасции разгибателей спины. У Мотылька 11 зубцов. Первые три отходят от самых дистальных концов V—VII (18, 78 и 86 мм выше реберного хряща) значительно вентральнее остальных; IV зубец от VII ребра выше отхождения III зубца (56 мм) и немного от VIII ребра; V зубец выше прикрепления предыдущего на VIII ребре (62 мм) по его каудальному краю; VI зубец немного на IX ребре и на большем протяжении (90 мм) переднего края X ребра; VII зубец отходит косо от заднего края X ребра, межреберной мышцы и переднего края XI ребра; отхождение IX зубца пересекает косо вверх (от переднего края к заднему) наружную поверхность XII ребра на протяжении 96 мм; аналогично проходит X зубец по XIII ребру (61 мм); последний XI зубец начинается от фасции разгибателей спины в области I поясничного позвонка и не имеет связи с ребрами. После отхождения все зубцы объединяются в единый пласт, вес которого составляет от 26 до 30% общего веса мышц разбираемого комплекса. Его волокна направляются вентрокаудально и переходят в широкий апоневроз, снаружи срастающийся с tunica flava abdominis, желтой брюшной фасцией, а внутри с наружной фасцией m. rectus abdominis и m. obliquus abdominis externus. Кончается апоневроз по белой линии живота, срастаясь с аналогичным апоневрозом противоположной стороны. Каудовентральный угол апоневроза закреплен на тазе. Наиболее каудальная часть апоневроза, фактически продолжение XI зубца, крепится на фасции переднего края медиальной стороны m. tensor fasciae latae т. е. в области бедра. Отхождения мышечных зубцов описанные выше не заходят так далеко дорзально, как это описано Свежинским [1962]. Во всяком случае, между зубцами грудной части m. serratus ventralis немного проникали лишь первые три зубца и ни один из зубцов не доходил до m. latissimus dorsi. У зубров Свежинского начало m. obliquus abdominis externus было связано лишь с последними 7—8 ребрами, а не 9, как у нас. У бизона было всего 8 начальных зубцов, отходящих от VI—XIV ребер, причем V и VI зубцы отходили сразу от IX и X ребер и XI и XII соответственно, последний VIII зубец начинался как на XIV ребре, так и на фасции m. serratus ventralis, а с VIII ребром были связаны сразу два зубца (III и IV, последний дорзальнее предыдущего).

M. obliquus abdominis internus, внутренняя косая брюшная мышца (см. рис. 99), лишь немного уступает по весу наружной (24—27%). Она обнажается при удалении наружной косой брюшной мышцы. Начинается сухожилием от гребня подвздошной кости и каудальной части fascia lumbodorsalis. Волокна мускула направляются вентрокраниально, подразделяясь на две части. Одна, более дорзальная, с волокнами, идущими продольнее, крепится на каудальном крае последнего ребра и его реберному хрящу (у бизона не заходит выше дистальной половины ребра). Вентральную и тонкую часть составляют волокна с более косым направлением, с почти вертикальными волокнами сзади, которые переходят в широкий апоневроз, срастающийся с апоневрозом наружной косой

мышцей живота и идущей к linea alba. M. rectus abdominus, прямая брюшная мышца (см. рис. 99),— плоский широкий мускул, не уступающий по весу двум предыдущим (27—29%) и лежащий вдоль средней линии брюха под конечным апоневрозом m. obliquus abdominis externus, начинается мышечными волокнами от симфиза таза, образующими брюшко, примыкающее сверху, но не срастающееся с широким сухожилием живота вплоть до появления первой (наиболее задней) поперечной сухожильной перемычки. Далее вперед мышечные волокна идут как от этой перемычки, так и от дорзальной поверхности широкого сухожилия живота. Медиальная часть мускула кончается мышечно на латеральном крае мечевидного отростка и пластинчатым сухожилием на последних двух сегментах грудной кости (с этим сухожилием связаны также m. transversus costarum). Более латеральные волокна кончаются на реберных хрящах, достигая V. У зубра в мускуле пять поперечных сухожильных перемычек, у бизона три.

M. transversus abdominis, поперечная брюшная мышца (см. рис. 99), образует наиболее глубокий слой стенки живота. Ее вес значительно уступает весу остальных мышц комплекса (15—17%). Мышца начинается от поперечнореберных отростков поясничных позвонков и заднего края последнего ребра и его реберного хряща широким апоневрозом, срастающимся с фасцией вентральной поверхности разгибателей спины и закрепленным на всех реберных хрящах свободных ребер. Кончается мышечно глубже прямой брюшной мышцы на латеральном крае мечевидного отростка грудины, а каудальнее широким апоневрозом, срастающимся с внутренней поверхностью аналогичного апоневроза внутренней косой мышцы живота и идущим глубже прямой мышцы живота к белой линии. У бизона отхождение от последнего ребра смещено на его дистальную половину.

Мускулатура хвоста. Этот комплекс представлен двумя дорзальными мышцами, поднимающими хвост, межпоперечной мышцей хвоста и тремя другими вентральными мышцами, опускающими или загибающими хвост вентролатерально.

M. sacrococcygeus dorsalis medialis s. brevis, короткий подниматель хвоста (см. рис. 113, 118), начинается от остистых отростков трех последних крестцовых позвонков и почти всех, кроме пяти последних, хвостовых позвонков, а кончается мышечно или очень коротким сухожилием на передних сочленовных отростках хвостовых позвонков, перекидываясь через три сегмента к четвертому. Начиная с третьего зубца к каждому из них подходят мышечные волокна от заднего сочленовного отростка от одного из предшествующих (через один сегмент) позвонков. Более сложная картина наблюдается у бизона: мышечный зубец от III крестцового позвонка идет к I, II и маленьким зубцом к III хвостовым позвонкам, от II крестцового к III хвостовому, от I хвостового к II и III хвостовому, от II хвостового к III и маленьким зубцом к IV хвостовому, от III хвостового к IV, и далее также от каждого последующего позвонка к следующему за ним.

M. sacrococcygeus dorsalis lateralis s. longus, длинный подниматель хвоста (см. рис. 113, 118), образует мышечный тяж, расположенный латеральнее предыдущей мышцы и состоящий из отдельных мышечных зубцов со своими брюшками, переходящими в длинные конечные сухожилия. Первые три зубца начинаются от фасции разгибателей спины в области бугра подвздошной кости, а кончаются I на переднем сочленовном отростке II хвостового позвонка, II сразу на IV хвостовом, III на VI хвостовом позвонках. Каждое из конечных сухожилий образует сухожильное влагалище, через которое проходит конечное сухожилие следующего по порядку зубца. Так, имеется влагалище, сформированное, видимо, еще сухожилием соответствующей головки короткого поднимателя хвоста, пропускающее I сухожилие на I хвостовом позвонке, т. е. за один сегмент до его окончания.

Аналогично I сухожилие образует влагалище для II сухожилия на III позвонке, II сухожилие для III на V позвонке и т. п. Таким образом, каждая головка действует сразу на два сегмента. IV зубец начинается от поперечнореберных отростков последнего крестцового и I хвостового позвонка и идет через влагалище на VI и VII позвонках к окончанию на переднем сочленовном отростке VIII позвонка. На своем пути он получает мышечные волокна, отходящие от вентральной поверхности III зубца, а также от передних и задних сочленовных отростков III—V хвостовых позвонков. Аналогичные мышечные пучки IV зубец отдает последующим зубцам. Всего таких зубцов, составляющих этот мускул, насчитывается 13, включая три первых.

У бизона первые четыре зубца начинаются от фасции разгибателей, из них два первых кончаются, как у зубра, а III на V хвостовом с влагалищем на IV позвонке, IV сухожилие на VII с влагалищем на V и VI, т. е. действует сразу на три сегмента. Так же ведут себя последующие зубцы (V на VIII позвонке с влагалищами на VI и VII и т. д.). Общее число зубцов у бизона 10. Первые четыре зубца не получают никаких дополнительных мышечных пучков от хвостовых позвонков, однако к V идут пучки от I—III позвонков.

Mm. intertransversarii caudae, межпоперечные мышцы хвоста, располагаются между поперечными отростками первых семи хвостовых позвонков, т. е. имеется шесть отдельных мышц. У бизона таких мышц всего четыре (I—V хвостовые позвонки).

Mm. sacrococcygeus ventralis lateralis s. longus, длинный опускатель хвоста, и m. sacrococcygeus ventralis medialis s. brevis, короткий опускатель хвоста (см. рис. 113, 118), начинаются вместе от вентральной поверхности поперечнореберных отростков двух последних крестцовых позвонков. Оба мускула фактически не обособлены. Более латеральные мышечные зубцы идут через пять сегментов на шестой, причем в области последних 3—4 сегментов тянется их конечное сухожилие, закрепленное на предпоследнем сегменте сухожильным влагалищем. Более медиальные зубцы кончаются на гемальных отростках II и III хвостовых позвонках. Еще один зубец, образованный мышечными волокнами, идущими как от

поперечнореберных отростков двух последних крестцовых, так и двух передних хвостовых позвонков, кончается несколькими сухожилиями, медиальное, закрепленное влагалищем на III позвонке, идет к IV позвонку, соседнее, более латеральное, к V, еще более латеральное — к VI, самое крайнее — к VII и VIII и последующим хвостовым позвонкам. К этому последнему сухожилию подходят мышечные пучки от тел первых семи хвостовых позвонков. Кроме того, пучки мышечных волокон идут от вентральных бугров первых четырех хвостовых позвонков к сухожилиям, кончающимся на каждом последующем позвонке (от I позвонка к сухожилию, прикрепляющемуся на II позвонке, и т. д.).

M. coccygeus, хвостовая мышца (см. рис. 113, 118), лентовидной формы; начинается от седалищной кости и крестцово-седалищной связки и оканчивается на поперечнореберных отростках II и III хвостовых позвонков, таким образом примыкая к латеральной поверхности m. sacrococcygeus ventralis lateralis в основании хвоста.

Мускулатура передних конечностей и их пояса

Мышцы плечевого пояса. В этом разделе, как уже отмечалось выше, мы даем описание не только мышц собственно конечностей (первичная мускулатура конечности, иннервируемая через плечевое сплетение), но и ряда мышц осевого и даже висцерального происхождения, вторично вступивших в связь с плечевым поясом (вторичная мускулатура конечности, снабжающаяся непосредственно спинномозговыми нервами или n. accessorius). Обычно мышцы, связывающие туловище с плечевым поясом, рассматривают чисто топографически как часть туловищных, игнорируя как их смешанное происхождение, так и единство функции, приведшее к такому смещению.

Мышцы плечевого пояса составляют основную массу мышц передней конечности (табл. 24), достигая у взрослых самцов как зубра, так и бизона около 60% от их общего веса. У самок среднего возраста и молодых самцов их вес не превышает 55%. Такая значительная прибавка с возрастом относительного веса этих мышц у самцов сопровождается перераспределением мышечных масс в пределах мышц этой группы, различным у зубра и бизона. У первого резко увеличивается m. rhomboideus (более чем в полтора раза) и mm. trapezius et brachiocephalicus (1,3 и 1,2); у второго обе последние мышцы растут несравненно больше (в 1,6 и 1,7 раза соответственно), чем m. rhomboideus (в 1,1 раза). Интересно, что в обоих случаях с возрастом у самцов падает удельный вес m. endopectoralis (примерно в 1,35 раза у бизона и в 1,45 у зубра).

M. trapezius, трапециевидная мышца (см. рис. 97) имеет треугольную пластинчатую форму и лежит поверхностно в области шеи и холки. Обе части мускула (m. acromiotrapezius и m. spinotrapezius) слабо обособлены и начинаются спереди апоневрозом, срастающимся с поверхностной фасцией m. rhomboideus (в задних двух третьих шеи), далее назад

Таблица 24. Относительное развитие мышц передней конечности зубра и бизона (*а* – в процентах к общему весу; *б* – в процентах к весу мышц данного комплекса)

Мышцы	Бизон ♂ 3 лет		Кондор		Мотылек		Мощник		Зубр ♂ 3 лет		Рубка		Рогатка	
	а	*б*	*а*	*б*	*а*	*б*	*б*	*а*	*а*	*б*	*а*	*б*	*а*	*б*
Acromiotrapezius	3,5	6,5	4,0	6,6	5,8	9,7	4,3	8,0	7,5	14,6	3,7	6,3	1,8	3,3
Spinotrapezius			2,5	4,1									1,6	2,9
Cleidooccipitalis	3,2	5,9	1,4	2,3	2,2	3,7	1,7	3,1			1,7	3,1	1,7	3,1
Omotransversarius	1,5	2,8	1,3	2,1	1,5	2,5	1,2	2,2			1,5	2,7	1,1	2,0
Sternomastoideus	1,0	1,9	2,3	3,8	1,3	2,2	1,0	1,8	0,7	1,4	0,8	1,4	0,8	1,5
Sternomandibularis	–	–	2,7	4,4	2,0	3,3	1,4	2,6	–	–	1,6	2,9	1,5	2,8
Cleidomastoideus	–	–	1,0	1,6	1,1	1,8	0,8	1,5	–	–	0,7	1,3	0,9	1,7
Rhomboideus	5,9	10,9	7,3	12,0	9,8	16,4	6,0	11,1	5,4	10,5	6,3	11,4	6,0	11,1
Latissimus dorsi	7,3	13,5	8,5	14,0	7,1	11,9	6,9	12,8	6,5	12,7	6,6	12,0	6,6	12,2
Serratus ventralis	14,1	26,2	15,0	24,6	16,0	26,8	15,3	28,4	15,9	31,0	17,0	30,8	16,4	30,4
Ectopectoralis	5,3	9,8	4,6	7,6	4,2	7,0	4,6	8,5	3,5	6,7	3,6	6,5	4,0	7,4
Endopectoralis	12,1	22,4	10,1	16,6	8,5	14,2	10,7	19,8	11,7	22,8	11,5	20,8	11,6	20,4
Subclavius	0,1	0,2	0,1	0,2	0,2	0,3	0,1	0,2	0,1	0,2	0,1	0,2	0,1	0,2
Мышцы плечевого пояса	54,0	–	60,8	–	59,7	–	54,0	–	51,3	–	55,2	–	54,1	–
Acromiodeltoideus	1,2	5,7	1,0	4,9	1,6	9,2	1,7	8,1	1,2	5,4	1,8	8,4	1,7	7,6
Spinodeltoideus	0,7	3,3	0,6	2,9					0,5	2,2				
Clavodeltoideus	1,6	7,6	1,6	7,9	1,2	6,8	1,7	8,1	1,3	5,8	1,4	6,5	1,5	6,7
Supraspinatus	5,3	25,2	4,2	20,6	3,9	22,2	5,0	23,8	5,9	26,5	5,7	26,4	5,4	24,1
Infraspinatus	6,1	29,0	6,2	30,4	5,1	29,2	5,8	27,6	6,8	30,5	6,1	28,3	6,7	29,9
Teres minor	0,6	2,9	0,6	2,9	0,6	3,4	0,6	2,9	0,7	3,1	0,7	3,2	0,8	3,6
Subscapularis	3,3	15,7	3,9	19,1	2,9	16,5	3,7	17,6	3,3	14,8	3,5	16,2	3,6	16,1

Таблица 24. (окончание)

Мышцы	Бизон ♂ 3 лет		Кондор		Мотылек		Мощник		Зубр ♂ 3 лет		Рубка		Рогатка	
	а	*б*	*а*	*б*	*а*	*б*	*а*	*б*	*а*	*б*		*б*		*б*
Coracobrachialis	0,6	2,9	0,6	2,9	0,6	3,4	0,6	2,9	0,7	3,1	0,7	3,2	0,8	3,6
Teres major	1,6	7,6	1,7	8,4	1,6	9,2	1,9	9,1	1,9	8,5	1,7	7,9	1,9	8,5
Мышцы плечевого сустава	21,0	2,3	20,4		17,5		21,0		22,3		21,6		22,4	
Anconeus longus	11,1	63,5	10,1	67,0	10,5	64,7	10,9	62,7	11,1	62,0	10,9	63,0	11,4	64,0
Anconeus lateralis	2,0	11,4	1,3	8,6	1,7	10,5	2,1	12,1	2,5	14,0	2,2	12,7	2,2	12,4
Anconeus medialis	0,4	2,3	0,4	2,6	0,2	1,2	0,3	1,7	0,4	2,2	0,3	1,7	0,4	2,2
Dorsoepitrochlearis	—	—	0,1	0,7	0,5	3,1	0,3	1,7	0,2	1,1	0,4	2,3	0,2	1,1
Epitrochleoanconeus	0,4		0,4	2,6	0,4	2,5	0,4	2,3	—	—	0,3	1,7	0,3	1,7
Biceps brachii	1,9	10,8	1,6	10,6	1,5	9,2	1,7	9,8	1,9	10,6	1,7	9,8	1,7	9,5
Brachialis	1,7	9,7	1,2	7,9	1,4	8,6	1,7	9,8	1,8	10,0	1,5	8,7	1,6	9,0
Мышцы локтвеого сустава	17,5		15,1		16,2		17,4		17,9		17,3		17,8	
Ext. carpi radialis	2,1	28,0	1,7	31,0	1,8	29,0	2,4	29,6	2,4	26,7	2,0	27,4	2,1	27,6
Ext. digiti communis	0,6	8,0	0,5	9,1	0,6	9,7	0,7	8,6	0,7	7,8	0,6	8,2	0,6	7,9
Ext. digiti lateralis	0,4	5,3	0,3	5,5	0,3	4,8	0,4	5,0	0,5	5,6	0,4	5,5	0,4	5,3
Ext. carpi ulnaris	0,8	10,7	0,7	12,7	0,8	12,9	0,9	11,1	1,0	11,1	1,0	13,7	0,9	11,8
Abductor pollicis longus	0,1	1,3	0,1	1,8	0,1	1,6	0,1	1,2	0,1	1,1	0,1	1,4	0,1	1,3
Fl. carpi radialis	0,2	2,7	0,2	3,6	0,2	3,2	0,2	2,5	0,2	2,2	0,2	2,7	0,2	2,6
Fl. carpi ulnaris	0,4	5,3	0,3	5,5	0,3	4,8	0,5	6,2	0,5	5,6	0,4	5,5	0,5	6,6
Fl. digitorum sublimis	0,6	8,0	0,4	7,3	0,6	9,7	0,7	8,7	0,8	8,9	0,8	11,0	0,6	7,9
Fl. digitorum profundus	2,3	30,7	1,3	23,7	1,5	24,2	2,2	27,2	2,8	31,0	1,8	24,6	2,2	28,9
Мышцы предплечья и кисти	7,5		5,5		6,2		8,1		9,0		7,3		7,6	

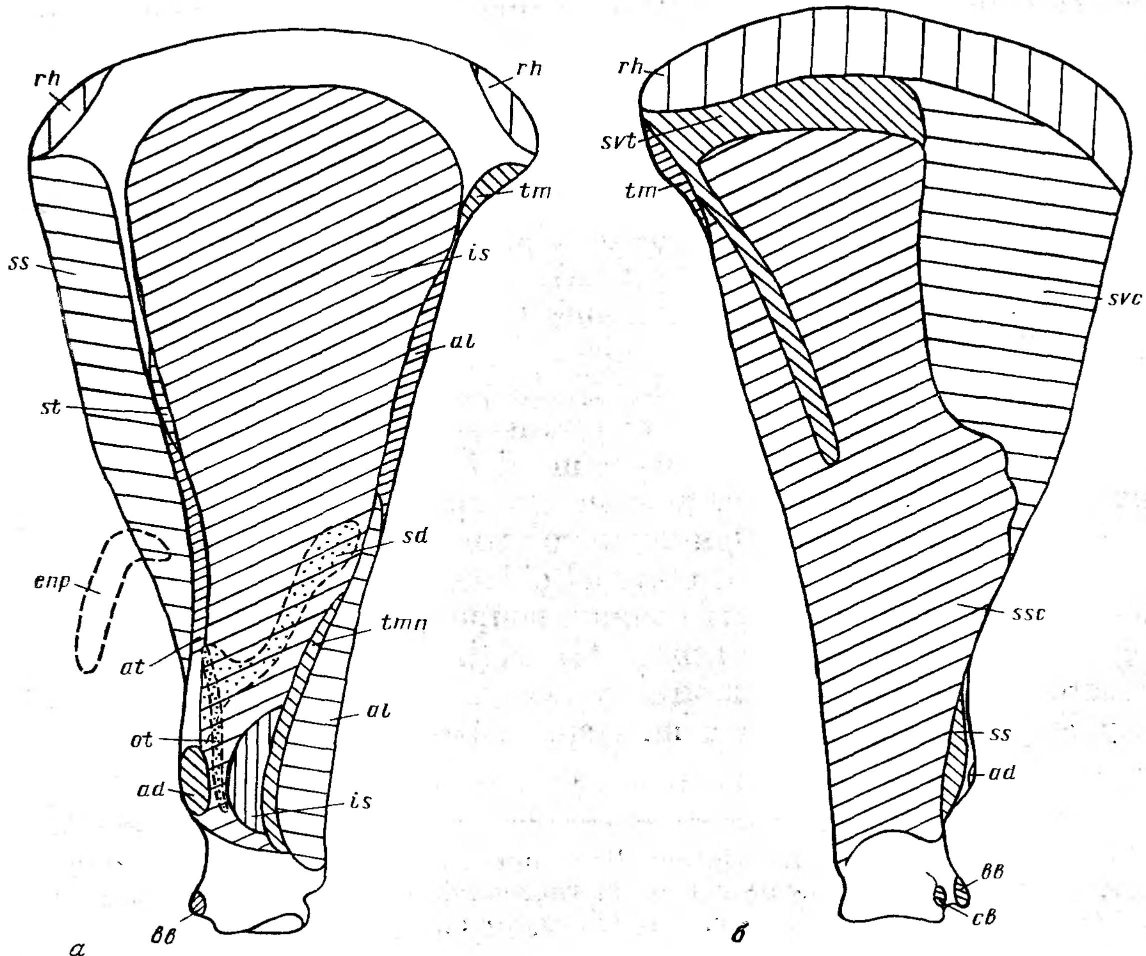
oae
ltd
svt
enp
ecu
edc
edl
is
ecr
br
cd
ecp
alt
al
ct
cm
sd
ad
ot
ss
svc
rh

Рис. 103. Мускулатура передней конечности зубра (поверхностный слой)

ad — acromiodeltoideus;
al — anconeus longus;
alt — anconeus lateralis;
br — brachialis;
cd — clavodeltoideus;
cm — cleidomastoideus;
ct — clavotrapezius;
ecp — ectopectoralis;
ecr — ext. carpi radialis;
ecu — ext. carpi ulnaris;
edc — ext. digitorum communis;
edl — ext. dig. lateralis;
enp — endopectoralis;
is — infraspinatus;
ltd — latissimus dorsi;
oae — obliquus abdominis externus;
ot — omotransversarius;
rh — rhomboideus;
sd — spinodeltoideus;
ss — supraspinatus;
svc — serratus ventralis pars cervicalis;
svt — serratus ventralis p. thoracalis

Рис. 104. Прикрепления мышц на лопатке зубра с (а) латеральной и (б) медиальной сторон

ad — acromiodeltoideus;
al — anconeus longus,
at — acromiotrapezius;
bb — biceps brachii;
cb — coracobrachialis;
is — infraspinatus;
ot — omotransversarius;
rh — rhomboideus;
sd — spinodeltoideus;
ssc — subscapularis;
ss — supreaspinatus;
st — spinotrapezius;
svc — serratus ventralis p. cervicalis;
svt — serratus ventralis p. thoracalis
tm — teres major;
tmn — teres minor



от I до X грудных позвонков мышечно от верхушки остистых отростков, еще каудальнее опять апоневрозом, связанным с остистыми отростками X—XIII (или XI—XIII у бизона) грудных позвонков и прикрывающим начальное сухожилие широчайшей мышцы спины, но не срастающимся с ним.

Вопреки данным Свежинского [1962], начальный апоневроз m. trapezius не доходит до столбиковой части выйной связки. Под акромиальной частью мышцы имеется сухожильная пластинка, идущая поперек шеи, к которой снаружи прирастают пучки трапециевидной, а изнутри зубчатой вентральной мышц. Волокна m. trapezius направляются в акромиальной части каудовентрально, в спинной — почти вентрально, сзади немного краниовентрально.

M. spinotrapezius, составляющий немного более 40% (по весу) всей трапециевидной мышцы, прикрепляется на бугре лопаточной ости (см. рис. 104, *а*) мощным апоневрозом, который постепенно утончается и переходит в конечный апоневроз m. acromiotrapezius, спускающийся по ости лопатки вплоть до окончания m. omotransversarius и крепящийся частично на наружной фасции m. infraspinatus. Передний край m. trapezius в значительной степени сращен с лежащим впереди m. cleidooccipitalis, который по своему происхождению представляет наиболее краниальную часть единой трапециевидной мышцы более низкоорганизованных млекопитающих [Howell, 1932], вступившую в тесную связь с m. cleidosternomastoideus, так что их обычно рассматривают как один m. brachiocephalicus.

M. brachiocephalicus, плечеголовная мышца (рис. см. 97, 103, 104), располагается на боковой поверхности шеи и состоит из четырех отдельных мышц, соединяющих череп с плечевым поясом: m. cleidooccipitalis, cleidomastoideus, sternomastoideus и m. sternomandibularis [29].

M. cleidooccipitalis (clavotrapezius), ключично-затылочная мышца, начинается апоневрозом, представляющим продолжение вперед начального апоневроза m. trapezius до затылочного гребня и по нему до основания рога. Мышечные волокна идут каудовентрально к плечевому суставу, пересекая примерно под 30° m. omotransversarius, прохождение которого разделяет дистально m. trapezius и m. cleidooccipitalis. Кончаются волокна ключично-затылочной мышцы на поперечной сухожильной перемычке — гомологе ключицы. Функциональным продолжением этого мускула к плечевой кости служит m. clavodeltoideus, также включенный Свежинским [1962] в плечеголовную мышцу, вопреки его происхождению как части единой дельтовидной мышцы [Howell, 1932; Rinker, 1954]. Помимо глубокого сращения с m. omotransversarius, m. cleidooccipitalis сращен по своему вентральному краю с m. cleidomastoideus, также прикрепляюще-

[29] У Свежинского под m. brachiocephalicus понимаются только две первые мышцы, а две последние объединены как m. sternocephalicus. В свою очередь m. brachiocephalicus и m. sternocephalicus вместе образуют m. sternocleidomastoideus.

муся к медиальной части поперечной сухожильной перемычки, глубже ключично-затылочной мышцы.

M. cleidomastoideus, ключично-сосцевидная мышца, и m. sternomastoideus, грудино-сосцевидная мышца, начинаются сухожильной пластинкой, отходящей от своеобразной полулунной связки, которая закреплена медиально под черепом, ближе к его средней линии, на латеральном крае конечного сухожилия m. longus capitis, а латерально — расширяясь на затылочной кости между яремным и сосцевидным отростками. Под этой связкой проходит m. omohyoideus, к наружной фасции которого она прирастает. Медиальный конец связи близ соединения с m. longus capitis несет сухожильную оттяжку, которая идет вверх и латерально, закрепляясь здесь на концевых сухожилиях длиннейшей и косой передней головных мышцах и продолжается дальше латеро-вентрально к углу нижней челюсти, срастаясь с внутренней поверхностью m. cutaneus faciei. Таким образом, образуется петля, внутри которой располагается начальная часть наиболее латеровентрального члена комплекса — m. sternomandibularis. Ключично-сосцевидная и грудино-сосцевидная мышцы, начинаясь общей мышечной массой, постепенно дифференцируются на более вентральную грудино-сосцевидную и более дорзальную ключично-сосцевидную мышцы. Последняя, как уже отмечалось, в своем конце срастается с m. cleidooccipitalis, подходя к слаборазвитой поперечной сухожильной перемычке — гомологу ключицы. Грудино-сосцевидная тянется к грудине и, сливаясь с m. sternohyoideus, закрепляется на передней части рукоятки грудины.

M. sternomandibularis, грудино-нижнечелюстная мышца, занимает наиболее обособленное положение в комплексе. Она начинается тремя самостоятельными сухожилиями. Самое тонкое из них идет по вентральному краю нижней челюсти, заходя вперед от угла примерно на четверть ее длины. Второе закреплено на латеральной поверхности нижней челюсти назад от уровня III премоляра. Наиболее мощное третье сухожилие начинается от фасции жевательной мышцы позади скуловой дуги тонким и широким апоневрозом. После соединения сухожилия переходят в веретеновидное брюшко мышцы, идущее сперва внутри петлеобразной связки, описанной выше, а далее в желобе, образованном грудино-сосцевидной и грудино-подъязычной мышцами, к рукоятке грудины, где она оканчивается латеральнее последних двух мышц, и к основанию реберного хряща первого ребра, непосредственно гранича с началом m. subclavius.

M. omotransversarius s. atlantoacromialis, плечеатлантная мышца (рис. 97, 103), наиболее слабая из всего комплекса мышц плечевого пояса (не более 2,8% по весу), тонкое лентовидное брюшко которой располагается вдоль переднего края трапециевидной мышцы под ключично-затылочной мышцей, разделяя дистально обе эти мышцы. Начинается m. omotransversarius сухожильным апоневрозом от фасции затылочной области, распространяющейся на треть затылочного гребня медиально от наружного уха и мышечно от сухожильного закрепления пластыревид-

ной мышцы на атланте. У бизона начало мускула несколько отличается, так как связь с затылочной областью осуществляется лишь очень слабым сухожильным зубцом, но зато имеется апоневротическая связь с сухожильным зубцом пластыревидной мышцы к эпистрофею с тем же участком, где начинается сухожилие m. omohyoideus. Кончается плечеатлантная мышца как непосредственное продолжение вентрально окончания m. acromiotrapezius на поверхностную фасцию акромиальной и лопаточной части m. deltoideus. У бизона дистальный конец m. omotransversarius, значительно более широкий, занимал не менее $^2/_3$ поперечного протяжения m. acromiodeltoideus.

M. rhomboideus, ромбовидная мышца (см. рис. 103, 104),— мощно развитый мускул, лежащий под трапециевидной мышцей в передней части груди под лопаткой, прикрывая пластыревидную и зубчатую дорзальную мышцы. Вместе с пластыревидной участвует в формировании характерного «горба бизонов». Состоит из двух частей. Грудная часть начинается от латеральных поверхностей верхушек остистых отростков I—V грудных позвонков у зубра (II—V, по Свежинскому, [1962]) и I—VI у бизона и наружной фасции пластыревидной мышцы. Шейная часть отходит от сращения правой и левой сторон над выйной связкой, краниально до уровня II—III шейного позвонка, а сзади до грудной части. Волокна обеих частей конвергируют и крепятся на медиальной поверхности лопаточного хряща, заходя как в краниальном его углу, так и в каудальном немного на латеральную поверхность хряща, причем спереди они заходят немного и на лопатку (см. рис. 104). На материале Свежинского [1962] не было отмечено частичного прикрепления m. rhomboideus зубра к латеральной поверхности лопаточного хряща. Нет его и у исследованного нами бизона.

Особый интерес представляет относительный вес ромбовидной мышцы, который у взрослого самца зубра (Мотылек) достигает 16,5% общего веса мышц плечевого пояса, уступая лишь зубчатой вентральной мышце (табл. 24). У самок зубра и относительно молодого самца (Мощник) удельный вес ромбовидной мышцы значительно меньше (около 11%), причем такое же место занимает она и у очень молодого (11%) и взрослого (12%) бизонов, у которых более тяжелыми оказываются, кроме зубчатой вентральной мышцы, глубокая грудная и широчайшая мышца спины. Таким образом, развитие m. rhomboideus бизонов с возрастом явно отличается от такового зубров, у самцов которых он резко увеличивается, тогда как у бизонов такого роста не наблюдается. Соответственно удельный вес ромбовидной мышцы взрослых самцов бизонов значительно меньше, чем у зубров, тогда как у молодых и самок обоих видов он был более или менее одинаков.

M. latissimus dorsi, широчайшая мышца спины (рис. 103), составляет около 12—14% от веса мышц плечевого пояса. Она лежит, прикрытая большой кожной и в краниодорзальной части трапециевидной мышцами, на боковой стенке груди позади лопатки. Начинается широким апоневрозом от остистых отростков грудных позвонков и спинно-поясничной

фасции и несколькими мышечными зубцами, отходящими от ребер. У обеих изученных самок зубра апоневроз был связан с III—XI грудными позвонками (у Рубки на одной стороне IV—XI), а реберных зубцов было 4, последний апоневротический: от X—XII ребер, на каждом начиная с 6—10 см выше реберного хряща и далее примерно на таком же протяжении. У Мотылька начальный апоневроз был смещен назад вплоть до IV поясничного позвонка (передняя граница была, к сожалению, не установлена), а реберные зубцы отходили от X—XI ребер, и еще один зубец начинался на фасции межреберной мышцы позади XII ребра, т. е. фактически было три «реберных» зубца. У бизона начальный апоневроз каудально достигал, как и у Мотылька, IV поясничного позвонка, а краниально VII грудного. Реберная часть начиналась мышечно от фасции межреберной мышцы между X и XI ребрами, от наружной поверхности XI ребра и апоневротически по межреберной фасции между XI и XII, XII и XIII, XIII и XIV ребрами и от поверхности последнего. На своем материале Свежинский [1962] обнаружил всего два реберных зубца (от X и XI или от IX и X). В свете наших данных вариации в отхождении широчайшей мышцы спины значительно шире, чем считалось, так что все отличия, наблюдаемые у мелких жвачных (козы, овцы) и крупного рогатого скота [Mörike, 1954, Martin, Schauder, 1938], укладываются в их пределы.

Волокна широчайшей мышцы спины образуют плоское мышечное брюшко и, конвергируя краниовентрально, переходят в широкое сухожилие, более тонкий передний край которого крепится на фасции большой круглой мышцы, а более утолщенный задний, полностью сливаясь с конечным сухожилием большой круглой мышцы, кончается на специальной возвышенности (tuberositas teres) у дистального конца гребня малого бугра плечевой кости [30]. Кроме того, у Мотылька и бизона имелся сухожильный зубец к средней части фасции глубокой грудной мышцы (см. рис. 106). У обеих исследованных самок зубра широчайшая мышца спины не имела связи с глубокой грудной.

M. serratus ventralis, зубчатая вентральная мышца (рис. 98, 103),— наиболее мощная из всех мышц переднего пояса (27—28% у зубров, 24—26% у бизонов). По отхождению мышечных волокон различают две части. Шейная начинается от поперечнореберных отростков III—VII шейных позвонков (у изученных самок от IV—VII) и I—V грудных ребер (у Мотылька и бизона от I—IV). Имеется также зубец, сухожилие которого теряется в фасции пластыревидной мышцы, не доходя до эпистрофея. Грудная часть начинается от IV—XI ребер, причем спереди она перекрывает шейную часть, зубцы которой, идущие от IV и V ребер, отходят дорзальнее соответствующих зубцов грудной части, начинающихся от этих же ребер. Зубцы зубчатой вентральной мышцы

---

[30] Указание на прикрепление этого сухожилия на дельтовидной шероховатости [*Swieżynski*, 1962], видимо, вызвано ошибочным переводом немецкого термина «Armbeinnarbe» [Zietzschmann, 1943].

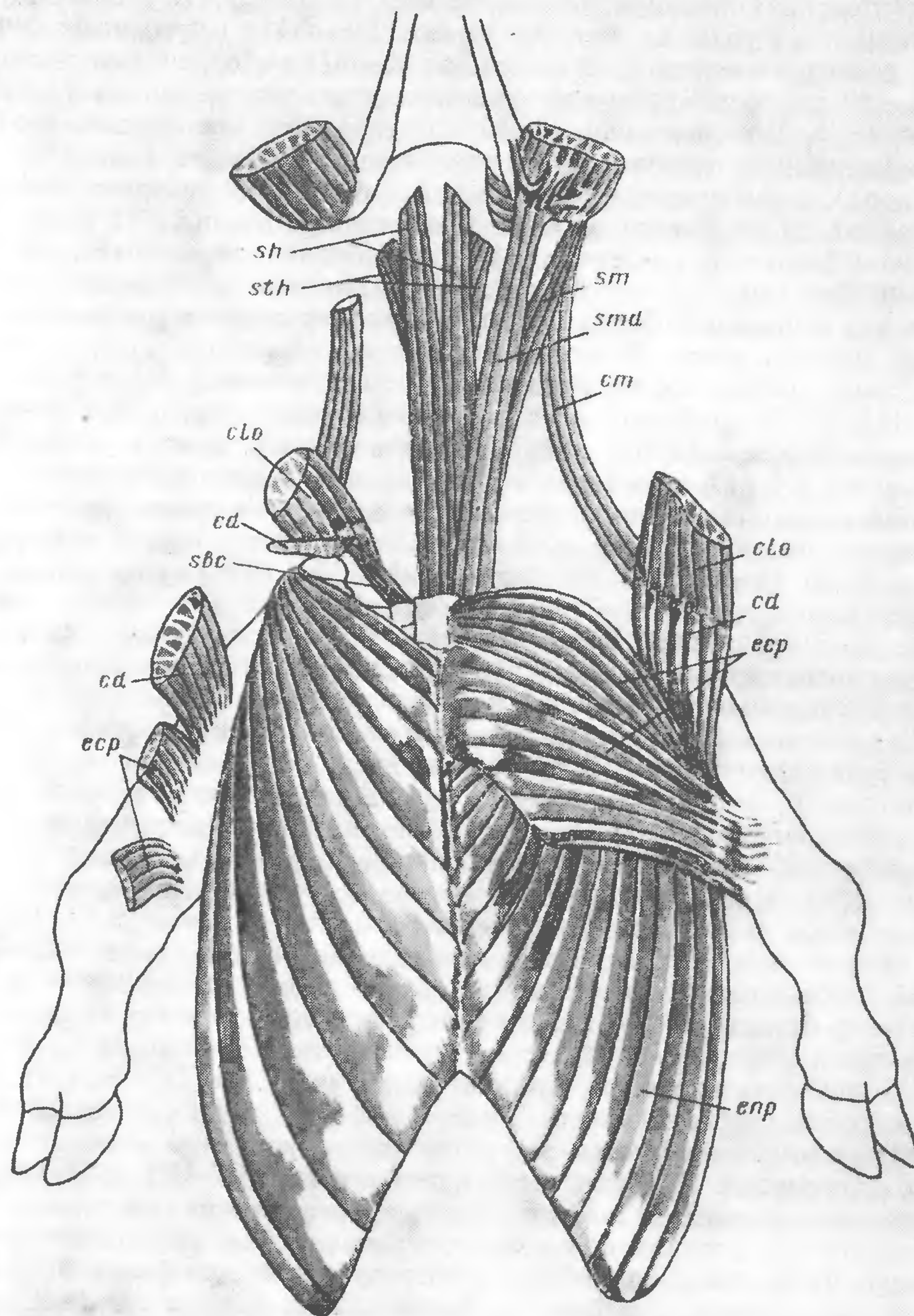

sh
sth
sm
smd
cm
clo
cd
sbc
cd
ecp
clo
cd
ecp
enp

Рис. 105. Грудные мышцы зубра, вид снизу

cm — cleidomastoideus;
clo — cleidoocipitalis;
ecp — ectopectoralis;
enp — endopectoralis;
sbc — subclavius;
sh — sternohyoideus;
sm — sternomastoideus;
smd — sternomandibularis;
sth — sternothyroideus

←

→

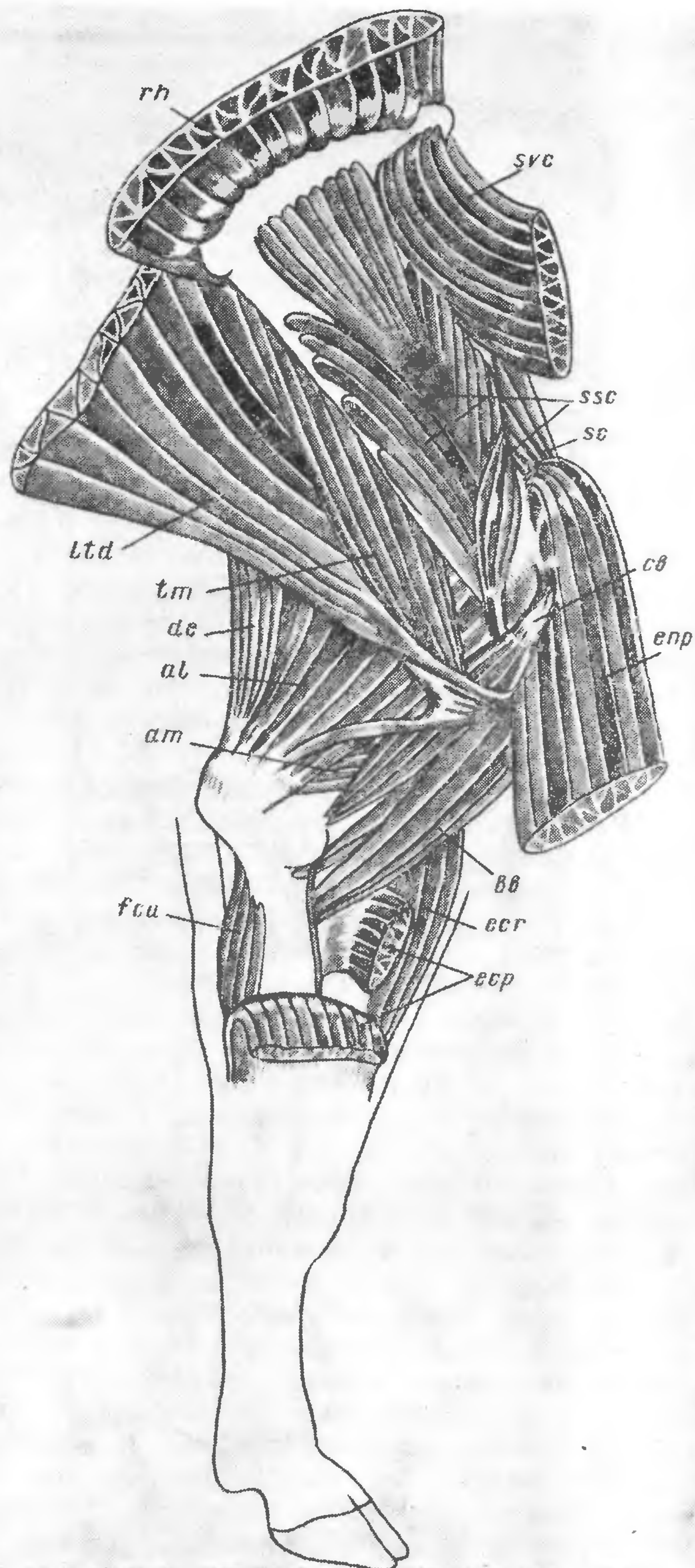
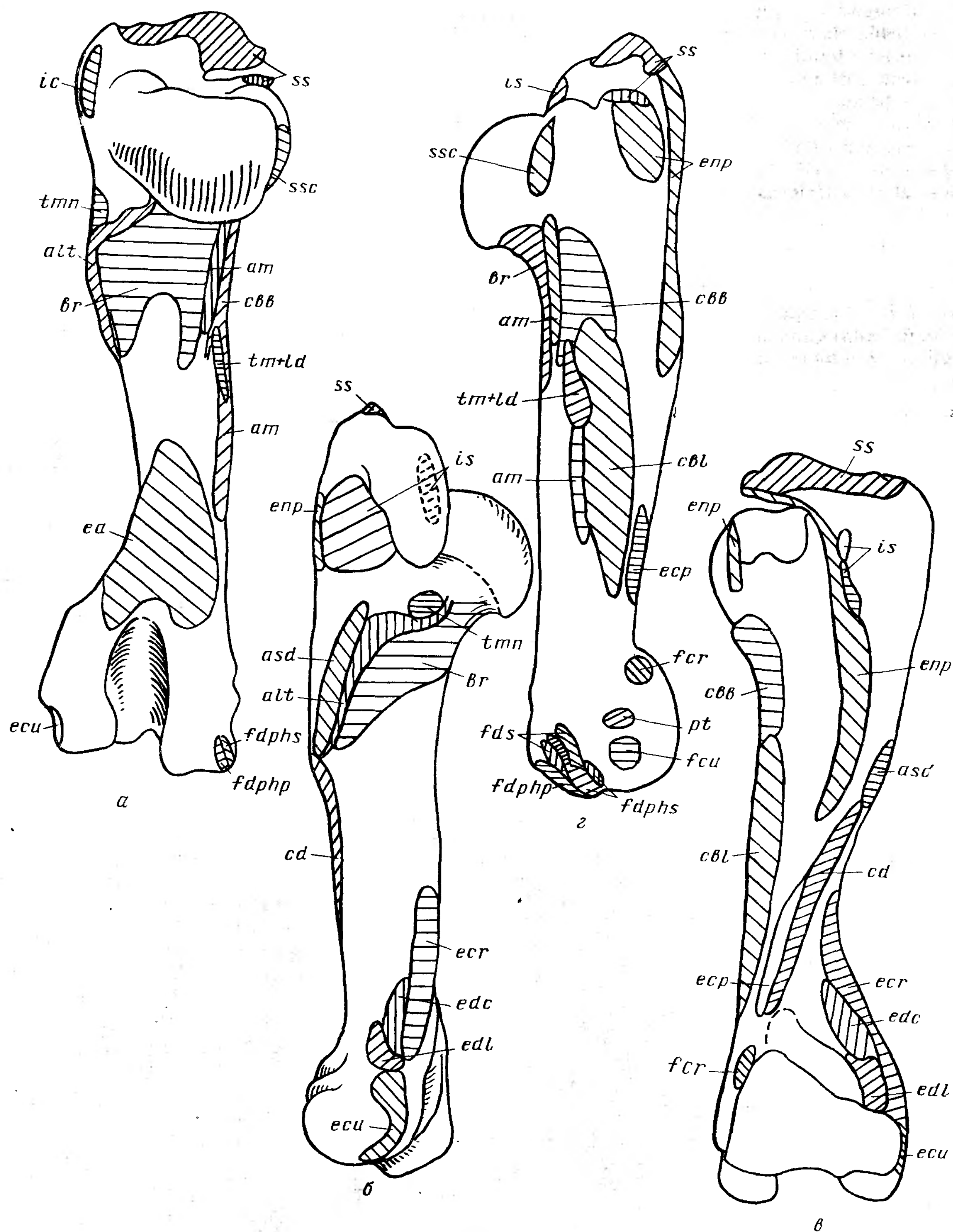


Рис. 106. Мускулатура передней конечности зубра (вид с медиальной стороны)

al — anconeus longus;
am — anconeus medialis;
bb — biceps brachii;
cb — coracobrachialis;
de — dorsoepitrochlearis;
ecp — ectopectoralis;
ecr — ext. carpi radialis;
enp — endopectoralis;
fcu — fl. carpi ulnaris;
ltd — latissimus dorsi;
rh — rhomboideus;
ssc — subscapularis;
ss — supraspinatus;
svc — serratus ventralis]p. cervicalis;
tm — tepes major



ic
ss
ssc
tmn
alt
am
br
cbb
tm+ld
ea
ecu
fdphs
fdphp
а
ss
is
enp
tmn
asd
alt
br
cd
ecr
edc
edl
ecu
б
is
ssc
enp
cbb
tm+ld
cbl
ecp
fcr
pt
fds
fcu
fdphp
fdphs
г
enp
cbb
asd
cbl
cd
ecp
ecr
edc
fcr
edl
ecu
в

Рис. 107. Прикрепления мышц на плечевой кости зубра

а — задняя;
б — латеральная;
в — передняя;
г — медиальная поверхности;
asd — acromio- et spinodeltoideus;
alt — anconeus lateralis;
am — anconeus medialis;
br — brachialis;
cbb — coracobrachialis brevis;
cbl — coracobrachialis longus;
cd — clavodeltoideus;
ea — epitrochleoanconeus;
ecp — ectopectoralis;
ecr — ext. carpi radialis;
ecu — ext. carpi ulnaris;
edc — ext. digitorum communis;
edl — ext. dig. lateralis;
enp — endopectoralis;
fcr — fl. carpi radialis;
fcu — fl. carpi ulnaris;
fdphp — fl. digitorum profundus caput humeralis profundus;
fdphs — fl. dig. prof. c. hum. superficialis;
fds — fl. dig. superficialis;
is — infraspinatus;
ssc — subscapularis;
pt — pronator teres;
ss — supraspinatus;
tm + *ld* — teres major + latissimus dorsi;
tmn — teres minor

начинаются почти по всей поверхности средних ребер (часто на разном уровне по переднему и заднему краю ребра) и частично от фасции межреберных мышц. Однако на более передних и задних ребрах область их отхождения сокращается и занимает более дорзальное положение. Так, у Мотылька на I ребре соответствующий зубец начинается только у самой головки ребра. Прикрепляется зубчатая вентральная мышца на медиальной поверхности лопатки и лопаточного хряща (рис. 104, *б*).

M. ectopectoralis, наружная грудная мышца (рис. 105, 106), занимает более переднее и поверхностное положение относительно m. endopectoralis, располагаясь под кожей и прикрывая переднюю часть грудины. Составляет не более 7—10% от общего веса мышц плечевого пояса. Подразделяется на две части (степень дифференциации варьирует). Более глубокая передняя, или ключичная, часть (pars clavicularis) начинается от рукоятки грудины, от передней ее половины у зубров или всей поверхности у бизонов и образует плоское брюшко, переходящее к концу в широкую фасцию (около 10 см шириной), идущую к глубокой фасции m. clavodeltoideus. Затем она обособляется от последней, проходит под этим мускулом и образует мощный сухожильный зубец, закрепленный на сухожильном гомологе m. pronator teres. Более задняя и поверхностная часть (pars sternocostalis) начинается от каудальной половины рукоятки грудины и I и середины II сегмента грудины (у бизона только от грудины) и фасции m. endopectoralis, постепенно отступая от средней линии, и кончается апоневрозом на медиальной фасции предплечья на уровне его середины. У бизона окончание более глубокой части имеет более сильную сухожильную связь с дистальной частью m. clavodeltoideus у его прикрепления к плечевой кости, а вместо сухожильного окончания на m. pronator teres часть мышечных волокон прикрепляется к утолщению медиальной фасции предплечья, закрепленной на лучевой кости.

M. endopectoralis, внутренняя грудная мышца (см. рис. 105, 106), одна из наиболее мощных среди мышц плечевого пояса, уступающая по весу только зубчатой вентральной мышце (у Мотылька также ромбовидной мышце). Однако удельный вес m. endopectoralis меняется с воз-

растом. Уже отмечалось, что он в значительной степени уменьшается (у молодых самцов и самок зубров около 20%, у Мотылька — 14,2%; у очень молодого бизона — 24%, у Кондора — 17,8%, т. е. m. endopectoralis бизонов относительно сильнее, чем у зубров).

Начинается от всей поверхности грудины (впереди латеральнее отхождения m. endopectoralis, который частично прикрывает внутреннюю грудную мышцу), мечевидного отростка и брюшной фасции до уровня дорзальных концов свободных реберных хрящей (у изученных самок отхождение не захватывает рукоятки грудины). От всего обширного пространства, занятого началом m. endopectoralis, его волокна конвергируют латерально и латерокраниально к плечу и кончаются (рис. 107, *в, г*) мышечно на малом бугре плечевой кости, перекидываются через межбугровую вырезку над сухожилием двуглавой мышцы плеча и распространяются вверх по фасции предостной мышцы (у бизона почти на четверть ее длины). Более дистальные волокна внутренней грудной мышцы крепятся по гребню большого бугра рядом с сухожилием двуглавой плеча почти на всем его протяжении. Окончание на малом бугре соединено с сухожильной оттяжкой, идущей от внутренней поверхности m. anconeus longus (на середине его длины) к начальному сухожилию m. coracobrachialis. На этой оттяжке закрепляется также сухожильный зубец широчайшей мышцы спины.

M. subclavius, подключичная мышца (см. рис. 105),— маленький мышечный пучок, начинающийся от небольшого участка передней поверхности первого ребра у его соединения с реберным хрящом и кончающийся на сухожильной поперечной полоске — гомологе ключицы, подходя к ней изнутри. Как уже отмечалось, к ней же подходят спереди и поверхностно m. cleidooccipitalis и m. cleidomastoideus, а отходит от нее в вентрокаудальном направлении m. clavodeltoideus. Мускул варьирует в своем развитии. У Мощника на одной стороне его не было вообще.

Мускулатура свободной конечности. Как выше было отмечено, она по своему весу уступает мышцам плечевого пояса (см. табл. 24). В свою очередь, мышцы плеча, включающие действующие как на плечевой сустав, так и на локтевой, составляют более 80% (а у взрослого бизона даже 87%) от веса всех мышц конечности, оставляя на долю мышц предплечья и кисти менее 20%. Вес мышц, действующих на плечевой сустав (51,6 до 57,6% веса мышц плеча), больше, чем вес мышц локтевого сустава. Все эти соотношения одинаковы как у зубров, так и у бизонов. Однако тенденции к их изменению с возрастом, насколько можно судить по нашим материалам, у них различны. Так, у зубров диспропорция между мышцами плечевого и локтевого суставов у взрослых самцов заметно меньше (3%), чем у молодых самцов и самок (10%). Наоборот, у бизона она стала больше (вместо 8% у очень молодого самца, 14% у Кондора). Это происходит за счет повышения у зубров с возрастом удельного веса m. anconeus longus (у бизона уменьшение удельного веса m. anconeus longus и m. anconeus lateralis) при уменьшении веса mm. supraspinatus, infraspinatus, subscapularis (увеличение удельного веса по-

следних двух мышц у бизона). Обращает на себя внимание резкое падение удельного веса мышц предплечья и кисти с возрастом у бизона (в 1,27 раза при сравнении их процентного содержания в пределах мышц свободной конечности), при возможном постоянстве его у зубров.

Мышцы плечевого сустава. M. deltoideus, дельтовидная мышца (см. рис. 103, 105), составляет около 14—16% от веса мышц данной группы. Она явственно подразделяется на три части, две из которых начинаются в области лопатки и сильно сращены дистально (m. spinodeltoideus и m. acromiodeltoideus, вместе немного более половины веса всей дельтовидной мышцы), третья (m. clavodeltoideus) упомянута уже ранее как продолжение m. brachiocephalicus. M. acromiodeltoideus — акромиальная часть дельтовидной мышцы — начинается от акромиального отростка лопатки (см. рис. 104, *a*). M. spinodeltoideus отходит от фасции заостной мышцы косо назад и вверх к каудальному краю этой мышцы, где отхождение занимает около 26% его длины. Обе части хорошо различимы проксимально, но дистально сливаются и переходят в общее сухожилие, кончающееся на гребне большого бугра плечевой кости (см. рис. 107). На нашем материале мы не нашли отхождения m. acromiodeltoideus от лопаточной ости, на что указывал Свежинский [1962]. Нет также общего фасциального чехла, якобы одевающего обе эти части дельтовидной мышцы с m. teres minor, и смешения с последним мускульными волокнами. У бизона акромиальная часть дельтоида начинается как от акромиона, так и от фасции заостной мышцы, оттесняя лопаточную часть дальше назад, однако наибольшее количество мышечных волокон отходит все же от акромиона. Непосредственно от последних отходят также мышечные волокна, идущие к m. infraspinatus (акромиальная порция этой мышцы, отсутствующая у зубра).

M. clavodeltoideus, ключичная часть дельтоида, начинается от поперечной сухожильной перемычки — гомолога ключицы (см. выше) как продолжение m. cleidooccipitalis и прикрепляется на плечевой кости дистальнее окончания двух предыдущих частей на продолжении гребня большого бугра почти до epicondylus lateralis (см. рис. 107)

M. supraspinatus, предостная мышца (рис. 103, 108, 109), уступает по мощи лишь заостной мышце, составляя около 21—27% от веса мышц плечевого сустава. С возрастом относительный вес ее убывает как у самцов зубров (от 27—24% до 22,7%), так и бизонов (от 26 до 20,8%), но, очевидно, у последних это падение заметнее. Перистое по внутреннему строению брюшко m. supraspinatus начинается мышечно от всей поверхности предостной ямки (см. рис. 104, *a*) и кончается на проксимальном крае большого бугра плечевой кости и, перекидываясь по межбугровой связке, на малом бугре (см. рис. 107).

M. infraspinatus, заостная мышца (см. рис. 103, 108), наиболее мощная мышца плечевого сустава (28—31%), частично прикрыта дельтовидной мышцей. M. infraspinatus зубров дифференцирован на две порции. Более передняя и поверхностная начинается от каудальной поверхности

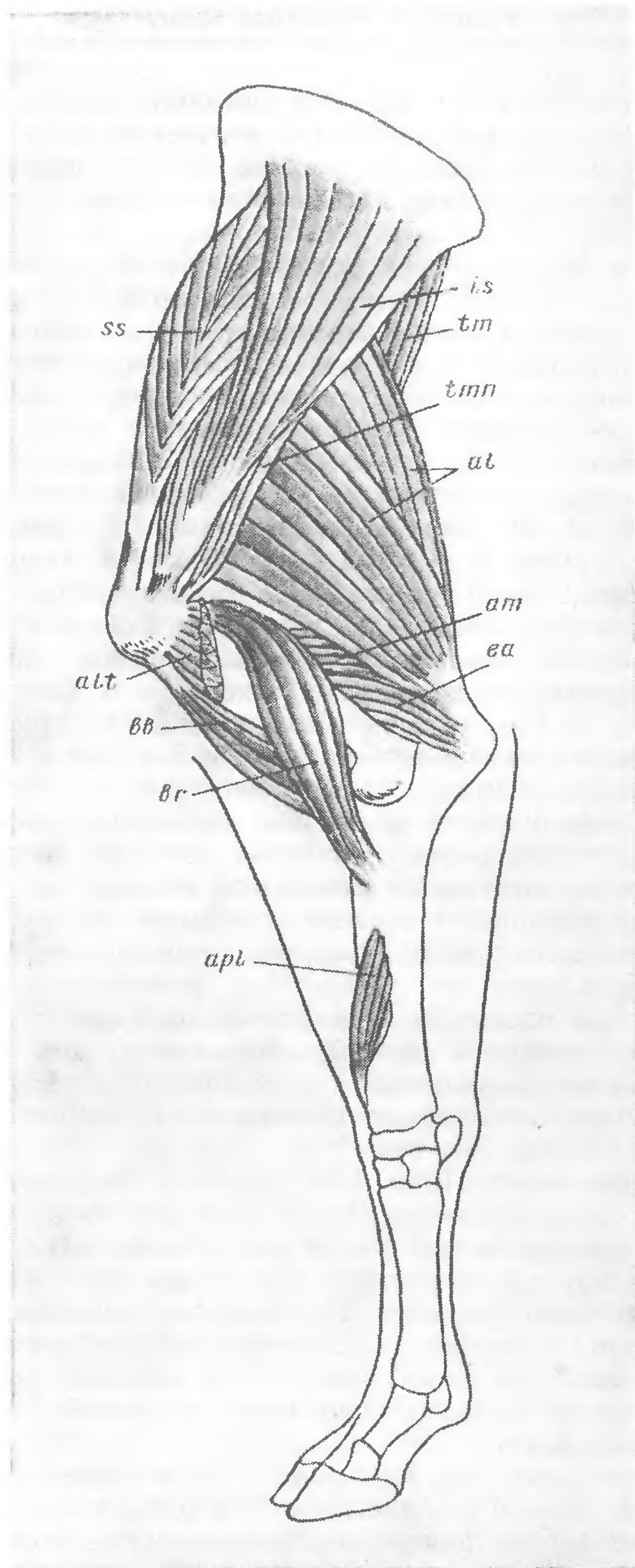


Рис. 108. Мускулатура передней конечности зубра (второй слой, латеральная сторона)

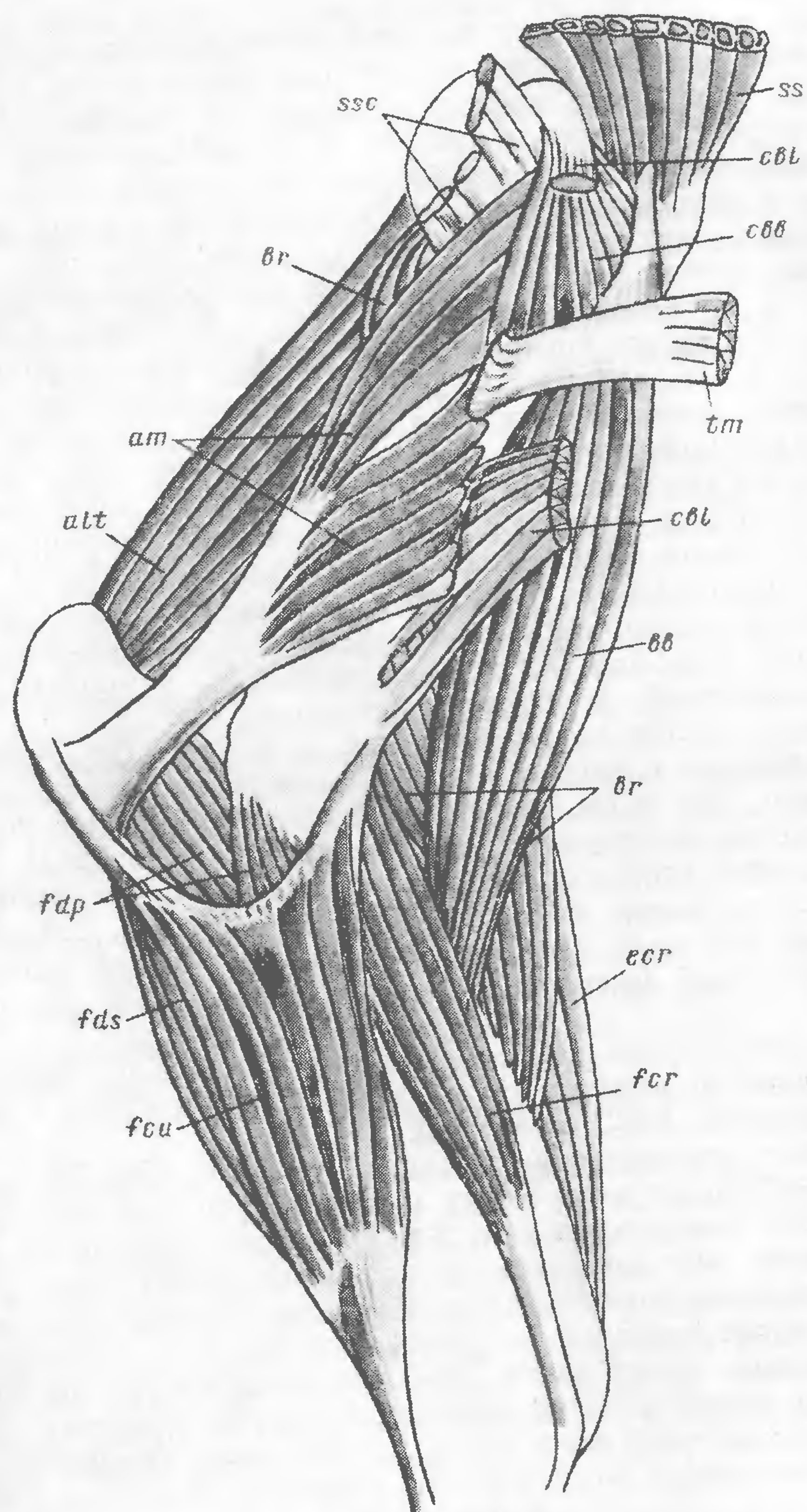
al — anconeus longus;
all — anconeus lateralis;
am — anconeus medialis;
apl — abductor pollicis longus;
bb — biceps brachii;
br — brachialis;
ea — epitrochleoanconeus;
is — infraspinatus;
ss — supraspinatus;
tm — teres major;
tmn — teres minor

←

→

Рис. 109. Мускулатура передней конечности зубра (второй слой, медиальная сторона)

all — anconeus lateralis;
am — anconeus medialis;
bb — biceps brachii;
br — brachialis;
cbb — coracobrachialis caput brevis;
cbl — coracobrachialis c. longus;
ecr — ext. carpi radialis;
fcr — fl. carpi radialis;
fcu — fl. carpi ulnaris;
fdp — fl. digitorum profundus;
fds — fl. dig. sublimis;
ssc — subscapularis;
ss — supraspinatus;
tm — teres major


ssc
ss
cbl
cbb
br
tm
am
alt
cbl
bb
br
fdp
ecr
fds
fcr
fcu

лопаточной ости и почти от всей заостной ямки лопатки, заходя частично на лопаточный хрящ, а также от сухожильного зеркала в наружной фасции m. teres minor на значительном его протяжении. Мышечное брюшко этой части переходит в крепкое сухожилие, которое перекидывается через покрытое гиалиновым хрящом возвышение большого бугра плечевой кости и закрепляется на особой tuberositas musculi infraspinati на латеральной поверхности последнего (см. рис. 107). Более глубокая и задняя порция начинается от небольшого вентрокаудального участка заостной ямки и прикрепляется мышечно на медиальной поверхности большого бугра. Мышечное брюшко m. infraspinatus многоперистое, внутри его проходят шесть сухожильных пластинок, закрепленных на специальных гребнях заостной ямки и дающих начало мускульным волокнам. От поверхностной фасции заостной мышцы, как отмечено выше, отходит лопаточная часть дельтоида, а по каудальному краю брюшка заостной мышцы от фасции выше дельтоида начинается проксимальная порция m. anconeus longus. Как выше уже отмечалось, у бизона имеется дополнительная акромиальная порция m. infraspinatus, отходящая как от акромиального отростка, так и от внутренней поверхности мышечных волокон m. acromiodeltoideus, идущих от акромиона и кончающихся на сухожилии поверхностной части заостной мышцы.

M. teres minor, малая круглая мышца (см. рис. 108), небольшая (3—3,5% от веса мышц плечевого сустава) мышца, расположенная позади m. infraspinatus, как и он, прикрытая лопаточной частью дельтоида. Место ее отхождения вытянуто в виде длинной полоски вдоль дистальных $^2/_5$ каудального края лопатки, немного отступя от него, чтобы дать место для отхождения m. anconeus longus (см. рис. 104, *а*). Кончается в специальной ямке (facies teres) на латеральной поверхности большого бугра плечевой кости, в его вентродистальном углу (см. рис. 107, *а*, *б*).

Несмотря на отхождение части мышечных волокон m. infraspinatus от наружной фасции m. teres minor, вряд ли можно говорить о слиянии этих мышц [Świeżynski, 1962] в своем начале.

M. subscapularis, подлопаточная мышца (см. рис. 106, 109),— мощный мускул (15—20% от веса мышц плечевого сустава), расположенный на медиальной поверхности лопатки. Дифференцируется на три части. Поверхностная передняя отходит от краниального края лопатки (рис. 104, *б*) и образует брюшко, идущее косо по сухожильному зеркалу более глубокой, также передней по положению части, и соединяющееся дистально с волокнами задней части. Глубокая часть начинается ниже отхождения шейной части зубчатой вентральной мышцы, задняя часть — почти от всей подлопаточной ямки, оставляя небольшие вытянутые участки для отхождения грудной части зубчатой вентральной мышцы и m. teres major. Все три части сливаются и переходят в мощное сухожилие, проходящее под m. coracobrachialis и крепящееся на малом бугре плечевой кости (см. рис. 107, *а*, *г*). У бизона наиболее передние волокна m. subscapularis срастаются с передним же краем предостной мышцы, наиболее

каудальные частично берут начало от поверхностной фасции m. teres major и m. anconeus longus. Аналогичное срастание с m. infraspinatus и m. teres major отмечено и у зубров [Świeżynski, 1962].

M. coracobrachialis, клювовидноплечевая мышца (см. рис. 106, 109),— слабый мускул (1,3—2,0%) на медиальной поверхности плечевого пояса и плеча. Начинается плоским сухожилием от коракоидного отростка и бугра лопатки, причем коракоидная часть его утолщена. Сухожилие переходит в плоское брюшко, вскоре подразделяющееся прохождением n. musculocutaneus на более глубокую короткую (m. coracobrachialis brevis) и поверхностную длинную (m. coracobrachialis longus) части. Первая кончается дистальнее малого бугра плечевой кости, но проксимальнее tuberositas teres, места прикрепления m. teres major. Вторая дистальнее его почти до epicondylus medialis (см. рис. 107, *г*).

M. teres major, большая круглая мышца (см. рис. 106, 108, 109), относительно сильный мускул (около 8—9%) на медиальной поверхности лопатки. Он начинается на каудальном крае лопатки (см. рис. 104, *б*), образуя плоское брюшко, от сухожильного зеркала которого начинается часть волокон подлопаточной мышцы. Дистально мускул переходит в крепкое сухожилие, полностью сращенное с аналогичным сухожилием m. latissimus dorsi и закрепленное на tuberositas teres (см. рис. 107, *а, г*).

Мышцы локтевого сустава. Mm. anconei s. triceps brachii, трехглавая мышца плеча, составляет основную массу мышц локтевого сустава (77—79% от общего веса) и является самой сильной мышцей свободной конечности (26—30%). Она расположена на задней (волярной) поверхности плеча и состоит из трех головок. M. anconeus longus, длинная головка (см. рис. 103, 106, 108), в свою очередь, составляет 80—85% всего трицепса. Начинается она двумя мышечными порциями. Более глубокая дистальная часть начинается от наружной поверхности каудального края лопатки, ближе к гленоидному его концу (см. рис. 104, *а*). Дистально мышечное брюшко этой порции переходит в мощное короткое сухожилие, кончающееся на верхушке локтевого бугра (tuber olecranii) (см. рис. 112). Поверхностная проксимальная часть также начинается от каудального края лопатки; но дальше по краю, за отхождением глубокой части. Волокна этой части кончаются на задней поверхности мышечного брюшка глубокой части. Часть волокон m. anconeus longus крепится на конечном сухожилии медиальной головки трицепса.

M. anconeus lateralis, латеральная головка (см. рис. 103, 108, 109), следующая по весу часть трицепса (11—18%), начинается от латеральной поверхности плечевой кости от дистального края большого бугра (дистальнее окончания m. teres minor) и по его гребню (см. рис. 107, *а, б*), а кончается на латеральной поверхности олекранона (см. рис. 112, *а*). Самая маленькая головка трицепса (2—4%) — медиальная, или m. anconeus medialis (см. рис. 106, 108, 109), прикрытая длинной головкой и m. coracobrachialis. Она начинается двумя совершенно самостоятельными порциями (см. рис. 107, *а, г*). Дистальная — по медиокаудальному краю плечевой кости дистальнее tuberositas teres, занимая примерно среднюю

треть гребня малого бугра. Кончается эта порция широким пластинчатым сухожилием (20 мм у Мотылька, 35 мм у Кондора) на медиальной стороне олекранона (рис. 112, *в*). Более поверхностная проксимальная порция начинается от суставной сумки плечевого сустава и дистально по гребню малого бугра до tuberositas teres (у бизона только от суставной сумки). Ее волокна кончаются на конечном сухожилии дорзальной порции, на котором, как уже отмечалось, крепится часть мышечных волокон длинной головки трицепса. Проксимальная порция иногда рассматривается как anconeus accessorius (или m. triceps brachii, caput accessorium — Grau, 1943).

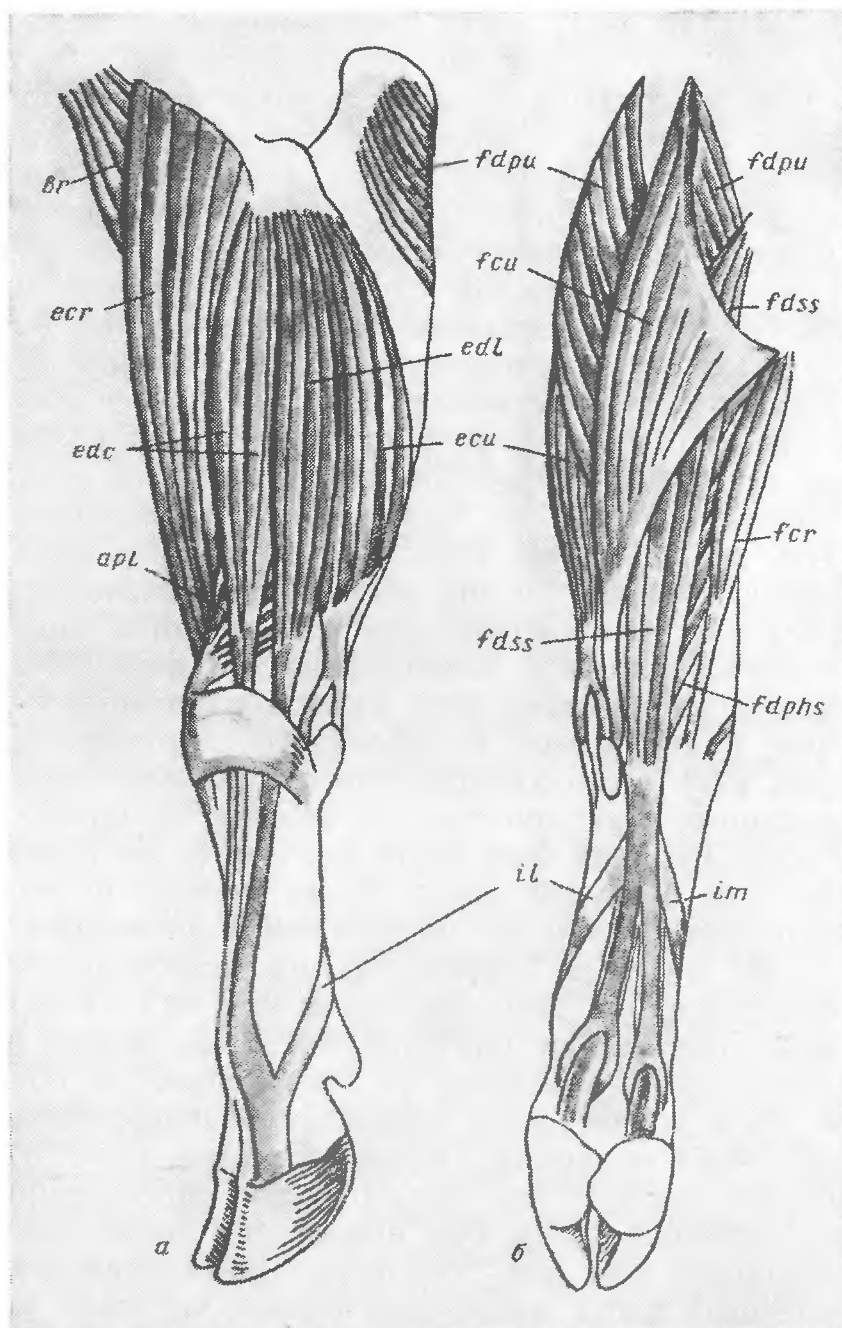


Рис. 110. Длинные мышцы кисти зубра с (а) латеральной и (в) медиальной сторон и (б) сзади и (г) спереди

apl — adductor pollicis longus;
bb — biceps brachii;
br — brachialis;
ecr — ext. carpi radialis;
ecu — ext. carpi ulnaris;
edc — ext. digitorum communis;
edl — ext. dig. laberalis;
fcr — fl. carpi radialis;
fcu — fl. carpi ulnaris;
fdphs — fl. digitorum profundus caput humerale superficialis;
fdpu — fl. dig. prof. caput ulnaris;
fdsp — fl. dig. superficialis c. profundus;
fdss — fl. dig. superficialisc. superficialis;
il — interosseus lateralis;
im — interosseus medialis;
if — interflexorius;
la — ligamentum accessorius

M. epitrochleoanconeus (см. рис. 108), небольшая глубокая мышца (1,5—2,5% от веса мышц локтевого сустава), прикрытая латеральной головкой трицепса. Она начинается над латеральным и медиальным надмыщелками от каудальной (волярной) поверхности плечевой кости (см. рис. 107, *а*). Место отхождения имеет вид треугольной площадки, несколько смещенной ближе к латеральному краю кости и охватывающей своим широким основанием края локтевой ямки плечевой кости. Волокна идут латеро-дистально и прикрепляются на латеральной стороне олекранона (см. рис. 112), краниальнее (глубже) латеральной головки три-

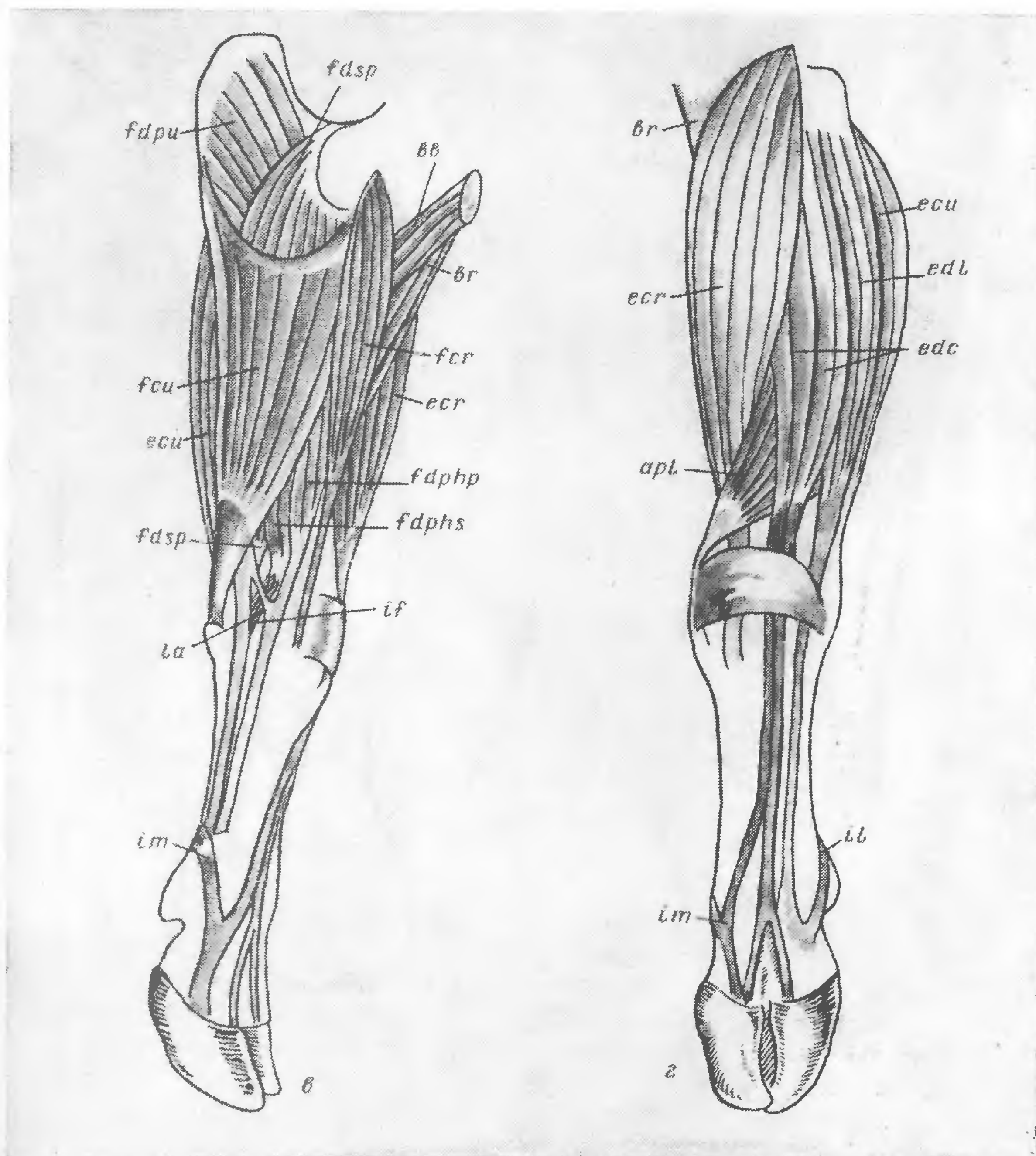
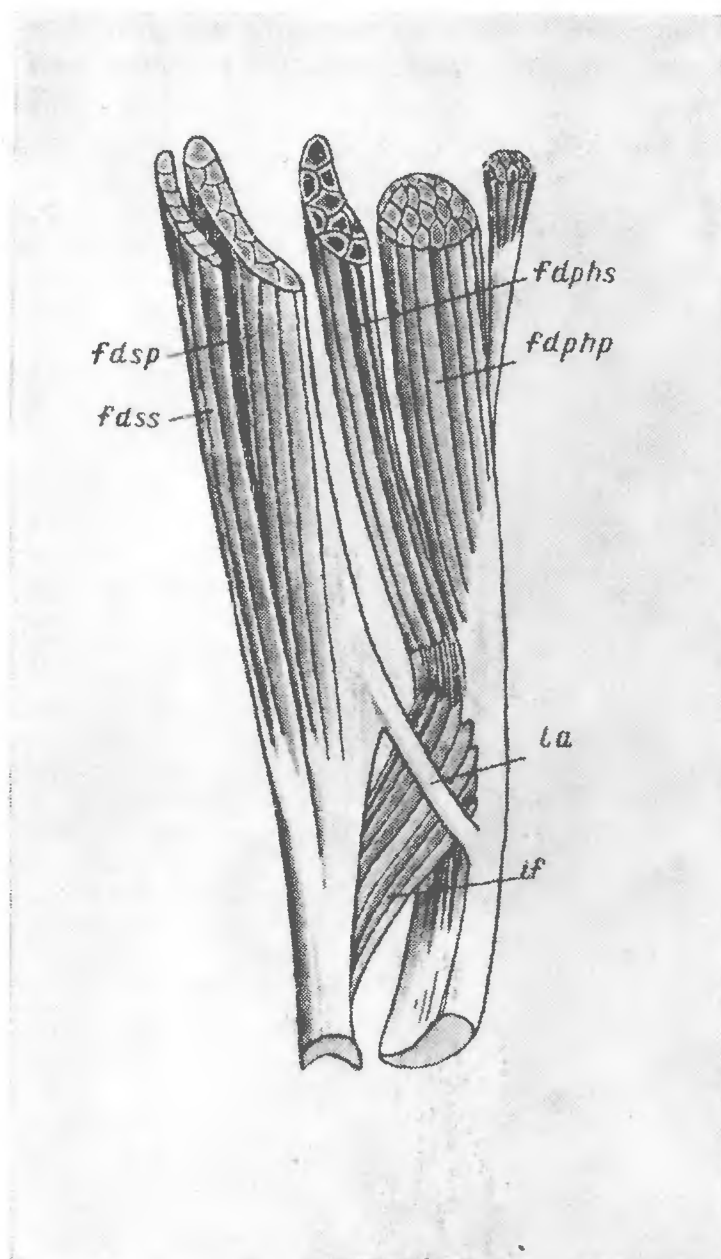


Рис. 111. Детали соединения глубокого и поверхностного сгибателей пальцев у зубра

fdphp — fl. digitorum profundum caput humerale produndus;
fdphs — fl. dig. prof. c. hum. superficialis;
fdsp — fl. dig. superficialis c. produndus;
fdss — fl. dig. sub. c. superficialis;
if — interflexorius;
la — ligamentum accessorius



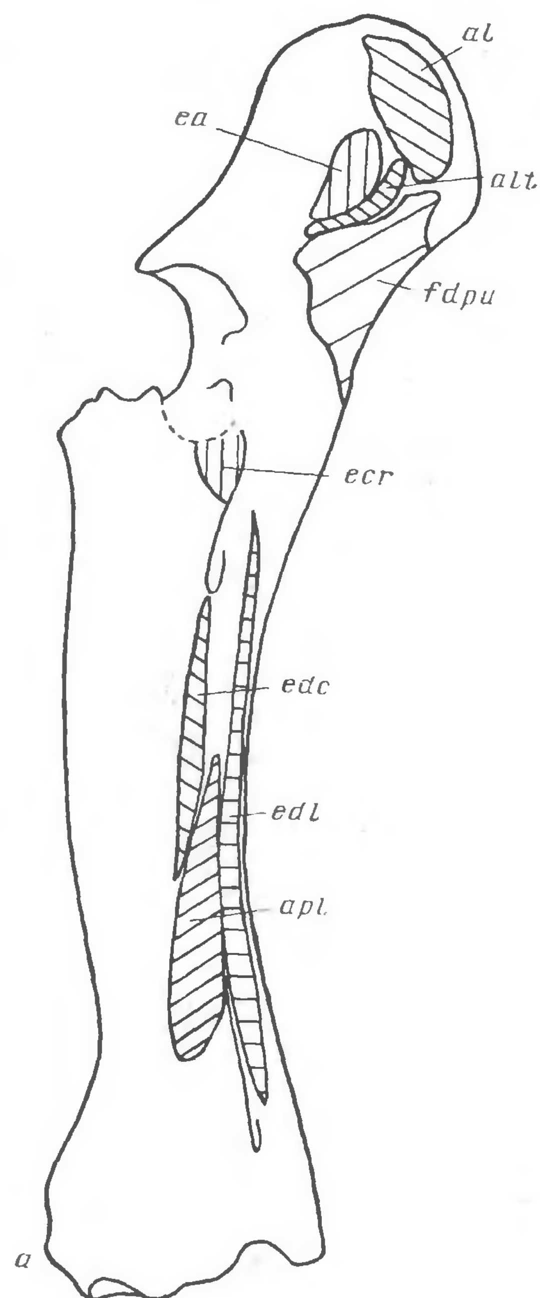
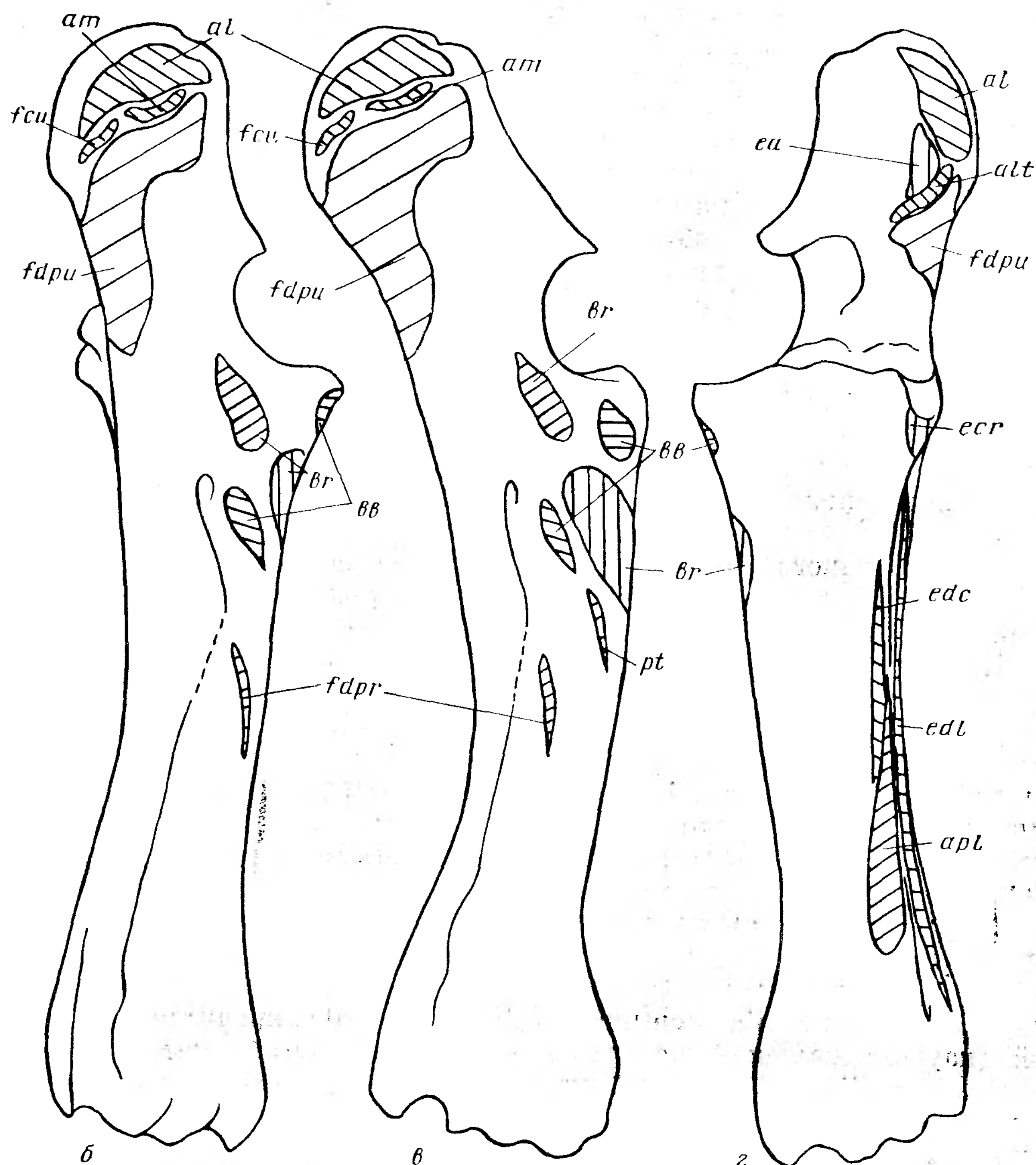


Рис. 112. Прикрепления мышц на костях предплечья зубра

а — латеральная; *б* — задняя; *в* — медиальная; *г* — передняя поверхности; *apl* — abductor pollicis longus; *al* — anconeus longus; *alt* — anconeus lateralis; *am* — anconeus medialis; *bb* — biceps brachii; *br* — brachialis; *ea* — epitrochleoanconeus; *edc* — ext. digitorum communis; *edl* — ext. dig. lateralis; *fdpr* — fl. digitorum profundus caput radialis; *fdpu* — fl. dig. prof. c. ulnaris; *pt* — pronator teres



цепса. Незадолго до окончания мышечные волокна m. epitrochleoanconeus срастаются с последней, но у самого прикрепления они опять обособлены. Брюшко этой мышцы не дифференцируется на какие-либо порции у наших экземпляров зубров и бизона. Однако Свежинский [1962] подразделял, видимо, ее на две самостоятельные мышцы — m. anconeus и m. triceps brachii c. accessorius. Выше уже было отмечено, что последнее название чаще используют для обозначения совсем другого мышечного пучка трехглавой мышцы. Описание обеих мышц Свежинского мало отличается, лишь волокна, включенные в «дополнительную головку», начинаются близ каудомедиального края плечевой кости несколько проксимальнее m. anconeus, т. е. рядом с отхождением m. anconeus medialis. Таким образом, нет никаких принципиальных отличий, требующих разделения m. epitrochleoanconeus на самостоятельные мышцы, тем более что он сам, очевидно, является обособившейся порцией m. anconeus medialis [Гамбарян, Рухкян, 1974]. Учитывая, что ни мы на своем материале, ни Полейнер [Poleiner, 1932] не могли найти особой «добавочной головки m. anconeus» Свежинского, следует признать возможную дифференциацию m. epitrochleoanconeus просто частной индивидуальной вариацией [31].

M. dorsoepitrochlearis s. m. tensor fasciae antebrachii, напрягатель фасции предплечья (см. рис. 106), также небольшая мышца (1—3% от веса мышц локтевого сустава), лежащая на медиопроксимальной поверхности m. anconeus longus. Мышечные волокна, образующие тонкое лентовидное брюшко, отходят от латеральной поверхности m. latissimus dorsi близ каудального края лопатки у самого отхождения от него m. anconeus longus. Они кончаются на медиальной поверхности фасции m. anconeus longus у его прикрепления на олекраноне.

M. biceps brachii, двуглавая мышца плеча (см. рис. 106, 108—110),— наиболее сильный флексор локтевого сустава (9—11% от веса мышц локтевого сустава), лежащий на передней поверхности плеча и прикрытый проксимально m. clavodeltoideus и m. ectopectoralis, а дистально с латеральной стороны m. brachialis. Начинается от tuber scapulae (рис. 104, *б*) мощным сухожилием, которое проходит в межбугровом желобе плечевой кости под прикреплением m. supraspinatus. Мышечные волокна образуют веретеновидное брюшко со сложным внутренним строением, так как оно пронизано сухожильным тяжем (tendo metacarpalis), от которого у локтя отходит пластинчатое сухожилие (lacertum fibrosum), идущее к медиальной фасции предплечья. Кончается бицепс двумя сухожильными зубцами. Один, проходя под ligamentum collaterale mediale, крепится на медиальной (каудомедиальной) поверхности радиуса, другой идет к tuberositas bicipitalis radii на дорзальной краниомедиальной стороне лучевой кости (см. рис. 112, *б, в*). Кроме того, часть мышечных волокон двуглавой мышцы плеча кончается на сухожильном m. pronator teres. Связь второго сухожильного зубца с ligamentum collaterale mediale, отмеченная ранее [Świeżynski, 1962], нами не обнаружена.

---

[31] Свежинский считает, что Полейнер просто просмотрел эту добавочную головку.

M. brachialis, плечевая мышца (рис. 103, 106, 108—110), по мощности лишь немного уступает двуглавой (8—9,7%). Она начинается от волярной (задней) поверхности плечевой кости и по ее шейке и дистальнее по гребням большого и малого бугров (см. рис. 107, *а, б, г*). Мясистое веретеновидное брюшко огибает плечевую кость с латеральной стороны и по широкому sulcus spiralis перекидывается на переднюю поверхность плеча, где идет между m. clavodeltoideus и m. ext. carpi radialis, проходя дистальнее прикрепления m. clavodeltoideus, и кончается на костях предплечья двумя зубцами, мышечным по медиокраниальному краю лучевой кости (см. рис. 112, *в, г*) и сухожильным, идущим к локтевой кости. У Мотылька и одной из самок основная масса волокон кончается на лучевой кости и лишь сравнительно небольшая часть на локтевой. Таким образом, характер прикрепления m. brachialis зубров варьирует, напоминая, с одной стороны, крупный рогатый скот, где окончание сосредоточено на лучевой кости (tuberositas radii), а с другой стороны, мелких домашних жвачных с прикреплением на processus coronoideus ulnae [Reiser, 1903].

Мышцы предплечья и кисти. Выше было отмечено, что эти мышцы в целом составляют менее 20% от веса мышц свободной конечности (точнее, 16—18,5% у зубров и 13,2—16,8% у бизонов). С возрастом, т. е. с увеличением веса тела, у самцов обоих видов (у самок вес никогда не достигает уровня, характерного для самцов) удельный вес этой группы падает. При этом меняется соотношение мышц-экстензоров и мышц-флексоров в пользу первых. Особенно заметен этот процесс у бизонов (относительный вес экстензоров в предплечье растет с 53 до 60%, соответственно у флексоров падает с 47 до 40%). У зубров (по средним цифрам) экстензоры увеличиваются на 3% (до 58%), а флексоры уменьшаются (42%).

M. extensor carpi radialis, лучевой разгибатель запястья (рис. 103, 109—111), наиболее мощный экстензор (около 27—32% от веса мышц предплечья и 49—53% от веса экстензоров), расположенный на передней поверхности предплечья по ее медиальному краю. Начинается от гребня epicondylus lateralis (см. рис. 107, *б, в*) и маленьким сухожилием (у бизона сильным 3×1,5 см в сечении) от края fossa capituli radii (см. рис. 112, *а*). Мышечного соединения с началом m. extensor digitorum communis [Świeżynski, 1962] нет. Оба мускула соприкасаются и частично срастаются сухожильными зеркалами. Брюшко m. ext. carpi radialis, практически не подразделенное на поверхностную и глубокую части, в области запястья переходит в единое сухожилие, кончающееся на tuberositas metacarpi пястной шероховатости, которая расположена на проксимальном конце краниомедиальной поверхности os canon. Таким образом, не наблюдается не только подразделения брюшка на две части, но и нет раздельных конечных сухожилий их, описанных Свежинским [1962].

M. extensor digitorum communis, общий разгибатель пальцев (см. рис. 110, *а*, 111, *б*), значительно уступает по силе лучевому разгибателю запястья, составляя около 8—10% веса мышц предплечья и 14—17%

от веса экстензоров. Он расположен на передней поверхности предплечья, латеральнее предыдущего, и фактически состоит из двух самостоятельных мышц. Более медиальная головка часто называется m. extensor digiti tertii proprius. Она начинается тонким апоневрозом от epicondylus lateralis, несколько дистальнее и краниальнее отхождения m. extensor carpi radialis (см. рис. 107, *б, в*), и на всем протяжении отделена от более латеральной головки, или m. extensor digitorum communis s. str., которая начинается мышечно-сухожильно от более широкой площади латерального надмыщелка плечевой кости дистальнее первой головки. В области предплечья, примерно на средней трети его, этот мускул получает мышечные волокна, идущие от латерокраниального (дорзолатерального) края лучевой кости (рис. 112, *а, б*) и, возможно, гомологичные m. ext. pollicis longus пятипалых млекопитающих. Обе головки переходят в сухожилие на уровне дистальной четверти лучевой кости, которые проходят вместе в одном синовиальном влагалище под поперечной косой связкой запястья. Сухожилие m. ext. digiti tertii proprius по выходе из влагалища идет далее медиально, на уровне путового сустава расширяется и прикрепляется к суставной сумке и дорзально к проксимальному концу I фаланги III пальца, затем идет на дорзомедиальную сторону II фаланги, получает здесь сухожильные волокна m. interossei medialis и, веерооообразно расширяясь, оканчивается на дорзомедиальной поверхности II фаланги. Сухожилие m. ext. digitorum communis s. str. в области путового сустава раздваивается, давая ветви к III и IV пальцам, которые кончаются на processi extensorii III (копытных) фаланг.

M. extensor digitorum lateralis, боковой разгибатель пальцев (см. рис. 110, *а*, 111, *б*),— слабый мускул (4,5—5,2% от веса мышц предплечья и 8—10% от веса экстензоров), лежащий между предыдущим и m. ext. carpi ulnaris. Он начинается сухожилием от латерального надмыщелка плечевой кости (см. рис. 107, *б, в*), латеральной поверхности лучевой кости (мышечно) и латерального гребня локтевой кости (мышечными пучками, окруженными апоневрозом) до уровня ее дистальной четверти (см. рис. 112, *а, г*). Веретеновидное брюшко мышцы переходит в сухожилие, проходящее под длинной боковой связкой запястья в специальном желобке на нем к пясти и далее к фалангам. Крепится оно, сильно расширяясь, на суставной сумке путового сустава и дорзолатеральной поверхности I и II фаланг IV пальца. К его сухожильному концу к II фаланге подходит также сухожилие m. interossei lateralis.

M. ext. carpi ulnaris, локтевой разгибатель запястья (см. рис. 110, *а, б*; 111, *а*), второй по весу мускул среди экстензоров (11—13,5% от веса мышц предплечья и 20—25% от веса экстензоров). Однако он более чем вдвое уступает лучевому разгибателю. Его место на латеральном краю предплечья. Начало у наших экземпляров зубров и бизона было ограничено самым дистокаудальным краем латерального надмыщелка плечевой кости (см. рис. 107, *а—в*). В то же время Свежинский [1962] отмечает значительно более обширное отхождение латерального разгибателя, захватывающее даже гребень латерального надмыщелка, а в одном случае и

край лучевой ямки плечевой кости. Довольно обширное брюшко мышцы у запястья переходит в сухожилие, которое оканчивается двумя ветвями. Одна идет на гороховидную косточку, где рядом закрепляется m. fl. carpi ulnaris. Вторая с крутым изгибом вперед кончается на латеральном краю проксимального конца os canon.

M. abductor pollicis longus, длинный абдуктор большого пальца (см. рис. 108, 110, *а*, 111, *б*) — самая маленькая и глубокая мышца на экстензорной стороне предплечья (около 1—1,5% веса мышц предплечья и 1,6—2,7% веса экстензоров), которая лежит в дистальной его половине, прикрытая всеми предыдущими, кроме m. ext. carpi radialis, поверх дистального сухожилия которого она проходит в своем ходе от начала на латеральной стороне лучевой кости проксимальнее латерального мыщелка (примерно на четверть ее длины) и немного на локтевой, по которой заходит дальше проксимально (см. рис. 112, *а*, *г*), к медиальному краю запястья. Конечное сухожилие этой мышцы закрепляется на медиальной стороне проксимального конца os canon.

На флексорной поверхности предплечья располагаются четыре мышцы, три поверхностные m. fl. carpi radialis, m. fl. digitorum superficialis и m. fl. carpi ulnaris, перечисленные в их последовательности от латерального края к медиальному, и более глубокая m. fl. digitorum profundus. Наиболее слабая из них m. fl. carpi radialis, лучевой сгибатель запястья (см. рис. 109, 110, *б*, 111, *а*), составляющая всего 2,1—3,1% от общего веса мышц предплечья и 5—8% от веса флексоров. Плоское брюшко мышцы начинается (см. рис. 107, *г*) мышечно-сухожильно от краниопроксимального края медиального надмыщелка плечевой кости (но не по медиальной связке локтевого сустава, как пишет Свежинский [1962]. Примерно в середине предплечья (дистальнее у молодых и проксимальнее у взрослых животных) брюшко переходит в сухожилие, идущее по медиальной стороне предплечья (а в области запястья проходящее через синовиальное влагалище) и сильно сращенное с фасцией предплечья. Кончается оно на проксимальном конце медиальной стороны os canon. Мы, как и Полейнер [Poleiner, 1932], не нашли прикрепления на II+III carpale distale, описанное Свежинским [1962].

M. fl. carpi ulnaris, локтевой сгибатель запястья (см. рис. 109, 110, *б*; 111, *а*), составляет около 5—6% от общего веса мышц предплечья (12—14% от веса флексоров). Начинается двумя головками, плечевой и локтевой. Первая начинается мышечно от медиального надмыщелка каудальнее отхождения лучевого сгибателя и проксимальнее m. fl. digitorum superficialis (см. рис. 107, *г*). Локтевая головка отходит сухожильно от каудального края олекранона, позади прикрепления m. anconeus medialis (см. рис. 111, *б*, *в*). Обе головки сливаются и дистально на уровне запястья переходят в сухожилие, тесно связанное с фацией предплечья. Оно кончается на гороховидной косточке и связке, идущей от нее к проксимо-медиальному краю os canon (по Свежинскому [1962], к самой этой кости). Передний край m. fl. carpi ulnaris срастается с глубокой головкой m. fl. digitorum superficialis.

M. fl. digitorum superficialis, поверхностный сгибатель пальцев (см. рис. 109, 110, *б*, 111, *а*, 112), несколько более сильный мускул (7,5—10,5 и 16—23% от веса мышц предплечья и флексоров соответственно), чем предыдущий, частично его покрывающий. Начинается двумя сразу же срастающимися в общую пластинку сухожилиями от медиального надмыщелка плечевой кости, проксимальнее отхождения глубокой плечевой головки m. fl. digitorum profundus и каудальнее отхождения его поверхностной и передней плечевых головок. Сухожильная пластинка переходит в два брюшка. Поверхностная головка (caput superficialis) обширнее и расположена несколько каудальнее глубокой (carut profundus). Оба брюшка остаются сращенными на протяжении $^3/_4$ своей длины. Кроме того, глубокая головка на $^2/_3$ своего протяжения сращена с m. fl. carpi ulnaris. По отделении от последнего она получает мышечные волокна m. interflexorius distalis, начинающиеся на общей сгибательной пластинке глубокого сгибателя пальцев. В дистальной $^1/_3$ глубокая головка подразделяется на два зубца, сначала мышечные, а затем сухожильные. Одно из этих сухожилий, идущее от переднего края головки, направляется косо вперед и дистально и срастается с сухожилием m. fl. digitorum profundus. Это гомолог m. interflexorius proximalis (см. рис. 112). Второе сухожилие проходит в области запястья под ligamentum carpi volare superficiale и срастается посередине пясти с сухожилием поверхностной головки, которая лежит над этой связкой. Это общее сухожилие располагается поверхностно по отношению к сухожилию глубокого сгибателя. У путового сустава сухожилие подразделяется на медиальную (к III пальцу) и латеральную (к IV) ветви, которые вместе с сухожилиями поверхностной части m. interosseus medius образуют влагалища, внутри которых проходят сухожилия глубокого сгибателя пальцев.

На уровне I межфалангового сустава сухожильное влагалище каждого пальца делится на два сухожилия, которые срастаются под сухожилием глубокого сгибателя пальцев и прикрепляются на проксимальном конце II фаланги каждого пальца.

M. fl. digitorum profundus, глубокий сгибатель пальцев (см. рис. 109, 110, *б*, 111, *а*, 112),— наиболее мощная мышца на флексорной стороне предплечья (55—65% от веса сгибателей и 24—30% от веса всех мышц предплечья). Лишь m. ext. carpi radialis с разгибательной стороны достигает такого же веса (точнее, у более молодых животных и самок обе мышцы близки по весу, у старых самцов глубокий сгибатель пальцев заметно слабее лучевого разгибателя запястья). От медиального надмыщелка плечевой кости начинаются две или три головки, что, видимо, подвержено индивидуальным вариациям. Так, Свежинский [1962] вообще не выделяет отдельных плечевых головок, оговаривая тенденцию к подразделению на два-три брюшка; у исследованных нами самок зубра и у бизона было три вполне независимых головки: плечевые поверхностная, передняя и глубокая, но у Мотылька первая и последняя почти полностью были сращены. Ниже приведенное описание соответствует наиболее расчлененному состоянию мускула.

Поверхностная головка начинается сухожильно от краниодистального края медиального надмыщелка [32] в тесной связи с началом глубокой части m. fl. digitorum superficialis (см. рис. 107, *г*). Прилегая к внутренней стороне брюшка последней мышцы, поверхностная головка идет на предплечье и переходит в сухожилие, сливающееся с общим сгибательным сухожилием глубокого сгибателя пальцев. Передняя плечевая головка начинается от медиального надмыщелка непосредственно рядом с предыдущей и идет вполне самостоятельным брюшком до дистальной части предплечья, где вливается сухожилием в общее сгибательное сухожилие. Глубокая, более задняя по положению и наиболее мощная плечевая головка начинается от всего заднего края медиального надмыщелка плеча. Ее веретеновидное брюшко образует мощное общее сгибательное сухожилие с желобовидным углублением, обращенным медиокаудально (к поверхностному сгибателю пальцев), в которое, как уже было отмечено, вливаются сухожилия передней и поверхностной головок. В дистальной части предплечья от его поверхности отходят мышечные пучки m. interflexorius distalis (см. рис. 111).

M. fl. digitorum profundus caput ulnare начинается на большей части медиальной поверхности олекранона, его каудальному краю и несколько меньшей части латеральной поверхности олекранона (см. рис. 112, *а—в*) непосредственно дистальнее прикрепления длинной и медиальной головок трехглавой мышцы плеча. Мышечное брюшко на уровне проксимального межкостного пространства переходит в тонкое плоское сухожилие, лежащее на внутренней каудолатеральной поверхности глубокой плечевой головки и перед запястьем вливающееся с внутренней стороны в общее сгибательное сухожилие.

M. fl. digitorum profundus caput radiale состоит из двух порций. Одна начинается мышечно от внутренней поверхности сухожильного m. pronator teres и медиальной поверхности конечного сухожилия двуглавой плеча. Вторая — также мышечно — начинается от волярной поверхности лучевой кости дистальнее прикрепления m. brachialis (см. рис. 112, *б*, *в*). Обе порции сливаются, образуя плоское брюшко, которое переходит в тонкое сухожилие, которое в дистальной части предплечья (или, по Свежинскому [1962] в области canalis carpalis) вливается в общее сгибательное сухожилие. В области пясти общее сгибательное сухожилие располагается глубже сухожилия поверхностного сгибателя. Перед путовым суставом оно раздваивается на медиальную и латеральную ветви, которые у первой фаланги окружены сухожильным влагалищем, образованным, как описывалось выше, поверхностным сгибателем пальцев и m. interosseus medius. Кончается каждая ветвь на tuberositas flexorii, сгибательных шероховатостях, копытных (III) фаланг.

M. interossei, межкостная мышца (см. рис. 110),— глубокий и почти сухожильный мускул, расположенный на волярной поверхности пясти. Он

[32] Отхождение m. fl. digitorum profundus от латерального надмыщелка, указанное Свежинским [1962], объясняется, видимо, ошибкой.

начинается на ligamentum carpi volare profundum и на волярной поверхности проксимального конца ее os canon. Сразу за отхождением он расслаивается на поверхностную и глубокую части. Глубокая на полпути вдоль пясти распадается на три ветви; латеральная и медиальная идут к наружным сесамоидам, а средняя опять делится на три веточки, более слабые боковые идут к внутренним проксимальным сесамоидам, а внутренняя, проходя под межсесамоидной связкой, проходит между обоими пальцами на переднюю сторону кисти и двумя зубцами кончается на боковых связках I фаланг III и IV пальцев. Поверхностная часть также делится на три ветви (несколько проксимальнее соответствующего подразделения глубокой части). Боковые, очень слабые, идут к рудиментам II и V пальцев, а средняя подразделяется в нижней четверти пясти на две, каждая из которых соединяется с соответствующими сухожилиями поверхностного сгибателя пальцев, образуя влагалища для глубокого сгибателя пальцев.

Мускулатура задних конечностей

Общий вес мышц задних конечностей (табл. 25) у взрослых самцов зубров (43,7%) и бизонов (42,3%) уступает таковому передних (включая мышцы плечевого пояса); разница у зубров достигает 12,5%, а у бизонов даже больше 16,5%. Однако у самок и более молодых самцов разница незначительна, причем вес задних конечностей превышает вес передних (у очень молодого самца на 9,6%, у восьмилетней самки на 3,4%, у одиннадцатилетней самки на 0,9%, а у восьмилетнего самца уже передние конечности на 0,2% превышают вес задних). Обращает на себя внимание несколько меньшее развитие задних конечностей взрослых бизонов сравнительно с зубрами. Основная масса мышц задней конечности сосредоточена в проксимальных отделах конечности, оставляя на долю голени всего 12—16% от общего их веса, причем, как и в случае с предплечьем, с возрастом относительный вес мышц голени несколько уменьшается. Более это заметно у бизона, у которого голень вообще слабее развита, чем у зубра (у Кондора относительно Мотылька на 9%, у одновозрастных очень молодых самцов бизона и зубра на 20%).

В приведенном ниже описании мышц задних конечностей они сгруппированы в комплексы как на функциональном, так и топографическом принципах, реже — исключительно на последнем. Так, например, m. quadratus lumborum — мышца, относящаяся к осевому скелету, описана вместе с подвздошнопоясничной и др. Три группы мышц — длинная заднебедренная, ягодичная и короткая заднебедренная — вместе образуют комплекс разгибателей тазобедренного сустава. Как у зубра, так и у бизона, общий вес мышц этого комплекса растет с возрастом на 3—3,5%, однако у бизона эти мышцы сильнее (65,9% у Кондора против 63,2% у Мотылька). Наоборот, группа разгибателей коленного сустава слабее у бизона (8,9% против 9,9%).

Таблица 25. Относительное развитие мышц задней конечности зубра и бизона (*а* – в процентах к общему весу; *б* – в процентах к весу мышц данного комплекса)

Мышцы	Бизон ♂ 3 лет		Кондор		Мотылек		Мощник		Зубр ♂ 3 лет		Рубка		Рогатка	
	б	*а*	*а*	*б*	*v*	*б*	*а*	*б*	*а*	*б*	*а*	*б*	*а*	*б*
Gluteus superficialis	14,1	43,5	5,9	17,0	5,0	15,0	4,1	13,0	14,2	48,2	4,5	14,7	4,7	15,7
Biceps anticus			10,0	28,7	10,7	32,2	9,3	29,4			9,3	30,3	9,3	31,0
Biceps posticus	3,9	12,0	4,2	12,1	2,9	8,7	3,1	9,8	2,8	9,5	3,1	10,1	2,7	9,0
Tensor fasciae latae	3,4	10,2	3,9	11,2	3,0	9,0	3,2	10,2	2,6	8,8	3,6	11,8	3,2	10,7
Semitendinosus	6,5	20,1	6,5	18,7	7,4	22,2	7,5	23,8	5,5	18,7	5,9	19,2	6,2	20,8
Gracilis anticus	1,1	3,4	1,0	2,9	1,2	3,6	1,2	3,8	1,1	3,7	1,2	3,9	1,1	3,7
Gracilis posticus	3,4	10,5	3,3	9,8	3,2	9,6	3,2	10,2	3,3	11,2	3,1	10,1	2,8	9,4
Длинные заднебедренные мышцы	32,4	99,7	34,8	100,4	33,4	100,3	31,6	100,2	29,5	100,1	30,7	100,1	30,0	100,3
Gluteus medius	9,3	89,4	9,7	78,0	8,4	77,0	8,1	83,0	8,7	83,7	9,3	92,0	9,7	90,7
Gluteus minimus+ +piriformis	1,1	10,6	1,3	10,5	1,3	11,9	0,9	9,2	1,7	16,3	0,8	7,2	1,0	9,3
Gluteus accessorius	–	–	1,4	11,3	1,2	11,0	0,8	8,1	–	–	–	–	–	–
Ягодичные мышцы	10,4	–	12,4	–	10,9	–	9,8	–	10,4	–	10,1	–	10,7	–
Semimembranosus anticus	13,0	65,4	9,5	50,8	11,5	61,2	9,3	50,0	11,5	60,9	11,4	61,3	12,1	62,4
Semimembranosus posticus			1,6	8,5			2,6	14,0					1,6	8,3
Adductor femoris	5,2	26,8	5,5	29,4	5,4	28,7	4,7	25,3	5,6	29,6	5,4	29,1	3,9	20,1
Pectineus	1,6	8,1	1,9	10,2	1,7	9,0	1,8	9,7	1,6	8,5	1,6	8,6	1,7	8,8
Quadratus femoris	0,1	0,5	0,2	1,1	0,2	1,1	0,2	1,1	0,2	1,1	0,2	1,1	0,1	0,5
Короткие заднебедренные мышцы	19,9	–	18,7	–	18,8	–	18,6	–	18,9	–	18,6	–	19,4	–
Разгибатели тазобедренного сустава	62,7	–	65,9	–	63,1	–	60,0	–	58,2	–	59,4	–	60,1	–

Таблица 25. (окончание)

Мышцы	Бизон ♂ 3 лет		Кондор		Мотылек		Мощник		Зубр ♂ 3 лет		Рубка		Рогатка	
	а	*б*	*а*	*б*	*а*	*б*	*а*	*б*	*а*	*б*	*а*	*б*	*а*	*б*
Psoas minor	1,3	14,1	0,8	8,8	0,9	9,5	0,7	7,5	0,9	11,0	0,8	8,3	1,0	9,6
Iliopsoas	6,4	71,2	6,7	72,6	6,8	70,6	6,7	72,0	6,0	73,3	7,3	75,4	7,5	72,2
Obturator externus	1,1	12,2	1,4	15,4	1,4	14,7	1,5	16,1	1,1	13,4	1,3	13,4	1,5	14,4
Gemelli	0,2	2,2	0,2	2,2	0,4	4,2	0,4	4,3	0,2	2,4	0,3	3,1	0,4	3,8
Сумма	9,0	—	9,1	—	9,5	—	9,3	—	8,2	—	9,7	—	10,4	—
Rectus femoris	5,3	34,4	5,2	36,8	5,0	33,6	5,8	33,4	5,4	30,2	6,2	34,4	5,9	33,2
Vastus lateralis	7,2	46,8	5,8	41,8	6,7	45,0	8,1	46,6	8,6	48,0	8,0	44,6	8,1	15,6
Vastus medialis	2,9	18,8	3,1	22,0	2,9	19,5	3,5	20,1	3,9	21,8	3,8	21,1	3,0	16,9
Vastus intermedius					0,3	2,0		—		—			0,8	4,5
Разгибатели коленного сустава	15,4	—	14,1	—	14,9	—	17,4	—	17,9	—	18,0	—	17,8	—
Tibialis anterior	0,3	10,7	0,4	12,1	0,4	11,8	0,4	12,5	0,4	12,1	0,3	10,3	0,4	16,0
Ext. digitorum longus	0,6	21,4	0,9	27,3	0,4	11,8	0,4	12,5	0,8	24,3	0,4	13,8	1,2	48,0
Ext. dig. tertii proprius	—	—			0,4	11,8	0,4	12,5			0,4	13,8		
Fibularis tertius	0,9	32,2	1,0	30,3	1,2	35,3	1,0	31,3	1,1	33,4	0,9	31,1		
Peroneus longus	0,3	10,7	0,3	9,1	0,3	8,8	0,3	9,4	0,3	9,1	0,3	10,3	0,3	12,0
Ext. dig. quarti proprius	0,7	25,0	0,7	21,2	0,7	20,6	0,7	21,8	0,7	21,2	0,6	20,7	0,6	24,0
Передние мышцы голени	2,8	—	3,3	—	3,4	—	3,2	—	3,3	—	2,9	—	2,5	—
Gastrocnemius lateralis	2,7	31,4	2,3	29,8	3,0	34,4	3,0	32,2	3,5	34,3	3,1	34,1	3,2	36,3
Gastrocnemius medialis	2,5	29,1	2,1	27,2	2,1	24,2	2,4	25,6	2,5	23,8	2,2	24,2	2,2	25,0
Soleus	0,1	1,2	0,1	1,3	0,1	1,1	0,1	1,1	0,1	1,0	0,1	1,1	0,1	1,1
Plantaris	1,0	11,6	1,0	13,0	1,1	12,7	1,2	12,9	1,5	14,3	1,1	12,1	1,1	12,5
Fl. digitorum tibialis	0,5	5,8	0,5	6,5	0,4	4,6	0,5	5,4	0,4	3,8	0,5	5,5	0,3	3,4
Fl. dig. fibularis	1,8	21,0	1,4	18,2	2,0	23,0	1,9	20,5	2,5	23,8	2,0	22,0	1,7	19,3
Tibialis posterior			0,3	3,9			0,2	2,1			0,1	1,1	0,2	2,3
Задние мышцы голени	8,6	—	7,7	—	8,7	—	9,3	—	10,5	—	9,1	—	8,8	—

Длинные заднебедренные мышцы. Эту группу мы рассматриваем в составе 6 мышц: mm. gluteus superficialis, biceps femoris и tensor fasciae latae, которые лежат поверхностно на латеральной стороне бедра, m. semitendinosus, расположенный в задней части бедра, и mm. gracilis anterior et posterior — на медиальной стороне. Все вместе они составляют около 30—35% от общего веса конечности, причем бо́льшая часть приходится на первые три (от 66 до 69% от веса комплекса). Интересно, что с возрастом у бизона последние увеличиваются в весе, а у зубра несколько падают, так что у Кондора они достигают 69%, а у Мотылька всего 64,7%, у молодого бизона вес (66,2%) в общем близок к таковому самок и молодых самцов зубров (в среднем 66,7%, исключая Мощника с его 62,5%).

M. gluteus superficialis, поверхностная ягодичная мышца, полностью сращена с передней головкой m. biceps femoris, двуглавой мышцей бедра (рис. 113), в единый комплекс, называемый иногда m. gluteobiceps и составляющий 43—46% у бизона, 45—48% у зубра от веса заднебедренных мышц. Вес задней головки бицепса, m. biceps posterior, достигает еще 9—12%. Поверхностная ягодичная мышца и m. biceps anterior начинаются апоневрозом от остистых отростков всех крестцовых позвонков (от II крестцового до II хвостового, по Свежинскому [1962], мышечно-сухожильно от ligamentum sacroischiadicum [33], причем сухожильные волокна лежат более поверхностно, образуя сухожильное зеркало, и мышечно-сухожильно от седалищного бугра (tuber ischiadicum), выступ которого сзади, снизу и спереди охватывают мышечные волокна (рис. 114, 115), в середине которых имеется апоневроз, дающий начало части этих волокон. Его отхождение тянется краниовентрально от самого вентрального края седалищного бугра по особой шероховатости седалищной кости на протяжении 11—12 см. Будучи мощным, утолщенным в начале, этот апоневроз идет вдоль заднего края m. biceps anterior, утончаясь дистально и полностью исчезая не доходя до голени. Наиболее передние и глубокие волокна m. gluteobiceps, идущие от крестцовых позвонков и крестцово-седалищной связки и соответствующие собственно m. gluteus superficialis, конвергируют дистально и несут на уровне большого вертела сухожильное зеркало, дистально постепенно утолщающееся и переходящее в мощное широкое сухожилие (ширина около 50 мм, толщина 17—24 мм; у бизона сухожилие развито сильнее, достигая в толщину 35 мм, а ширина уже на уровне большого вертела достигает 90 мм при толщине 5 мм), которое проходит вдоль переднего края m. biceps anterior. Оно крепится, начиная с середины латеральной стороны коленной чашечки до конца проксимальной трети прямой связки колена (см. рис. 120, *а, г*). Более каудально начинающиеся волокна, идущие от седалищного бугра и описан-

---

[33] Крестцово-седалищная связка (lig. sacroischiadicum) идет в виде мощного сухожилия (20×15 мм в сечении) со II по последний крестцовый позвонок к седалищному бугру (см. рис. 121). Краниальнее по дорзальному краю седалищной кости вплоть до уровня вертлужной впадины эта связка утончается, а далее вперед она принимает вид почти прозрачной фиброзной пластинки.

Рис. 113. Мускулатура задней конечности зубра (поверхностный слой, латеральная сторона)

ba — biceps femoris anterior;
bp — biceps femoris posterior;
cg — coccygeus;
gm — gluteus medius;
gs — gluteus superficialis;
lba — ligamentum bicipitis accessoris;
lst — lig. semitendinosus accessorius;
scdb — sacrococcygeus dorsalis brevis;
scdl — sacrococcygeus dorsalis longus;
scvl — sacrococcugeus ventralis longus;
smm — semimembranosus;
st — semitendinosus;
tfl — tensor fasciae latae

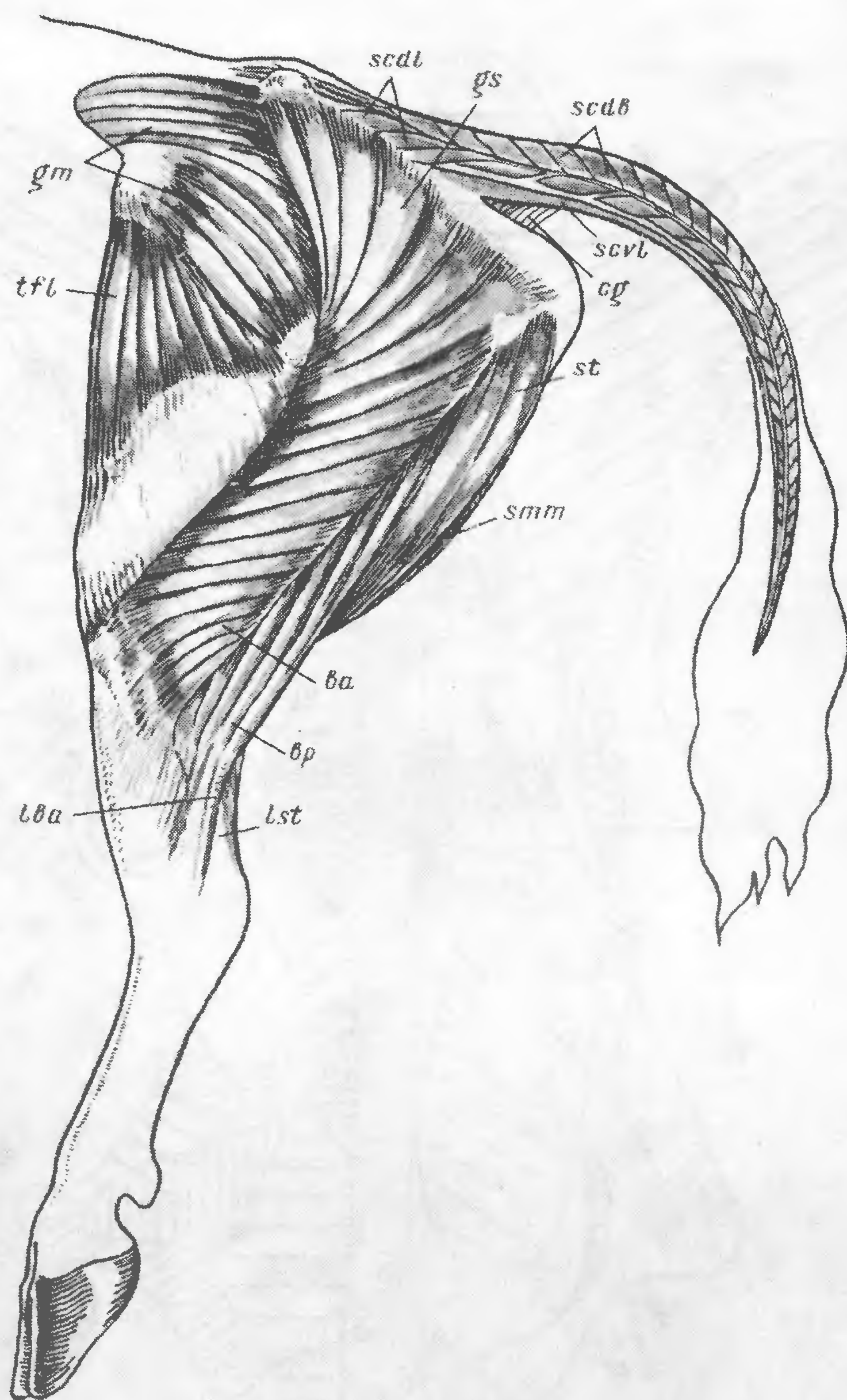
ного выше сухожильного апоневроза, имеют иное направление — вперед и дистально, почти параллельно. Они кончаются на переднем сухожилии. Однако самые дистальные волокна веретенообразно расходятся, переходя в фасцию голени, крепящуюся на гребне большой берцовой кости и получающую также мышечные волокна m. biceps posterior (рис. 116).

Задняя двуглавая мышца бедра, m. biceps femoris posterior, начинается от каудального апоневроза предшествующего мускула. Ее волокна несколько дивергируют и оканчиваются на латеральной фасции голени дистальнее пучков m. biceps anterior, причем отдельные сухожильные волокна прослеживаются до дистального конца гребня большой берцовой кости (см. рис. 120, *а, г*). От дистокаудального края мускула отходит мощная сухожильная оттяжка к ахиллову сухожилию.

M. tensor fasciae latae, напрягатель широкой фасции бедра (см. рис. 113), занимает наиболее переднее положение на латеральной поверхности бедра. Он составляет 9—12% от общего веса заднебедренных мышц. Начинается от вентрального края маклока (tuber coxae), вентрального края подвздошной кости и примерно на таком же протяжении от фасции m. gluteus medius (рис. 115) [34]. Мышечные волокна m. tensor fasciae latae веерообразно расходятся, образуя треугольное в сечении брюшко, и кончаются на широкой фасции бедра, которая еще больше расширяется и крепится по переднему сухожилию m. biceps anterior от уровня большого вертела и далее дистально к коленной чашечке. Толщина fascia lata неодинакова на ее протяжении: наиболее утолщенные волокна локализованы у большого вертела и в области коленной чашки, средняя часть утончена. Самые передние мышечные волокна мускула не доходят до коленной чашки на 2—3 см. Разделения m. tensor fasciae latae на переднюю и заднюю части, как уже отмечалось в литературе [Świeżynski, 1962], не обнаруживается. У бизона мышечные волокна несколько короче (не доходят до коленной чашки на 7 см), а дистальная фасция имеет особый медиальный тяж, простирающийся к голени до конца m. gracilis, но не срастающийся с ним, а лишь немного прикрывающий его конечное сухожилие.

M. semitendinosus, полусухожильная мышца (рис. 113—115, 117—120), располагается непосредственно позади m. biceps femoris. Это одна

[34] Свежинский [1962] отмечает связь этого мускула у его начала с апоневрозом m. gluteus superficialis, что совершенно невероятно, так как обе мышцы широко разделены средней ягодичной мышцей.


scdl
gs
scdв
gm
scvl
tfl
cg
st
smm
вa
вp
lвa
lst

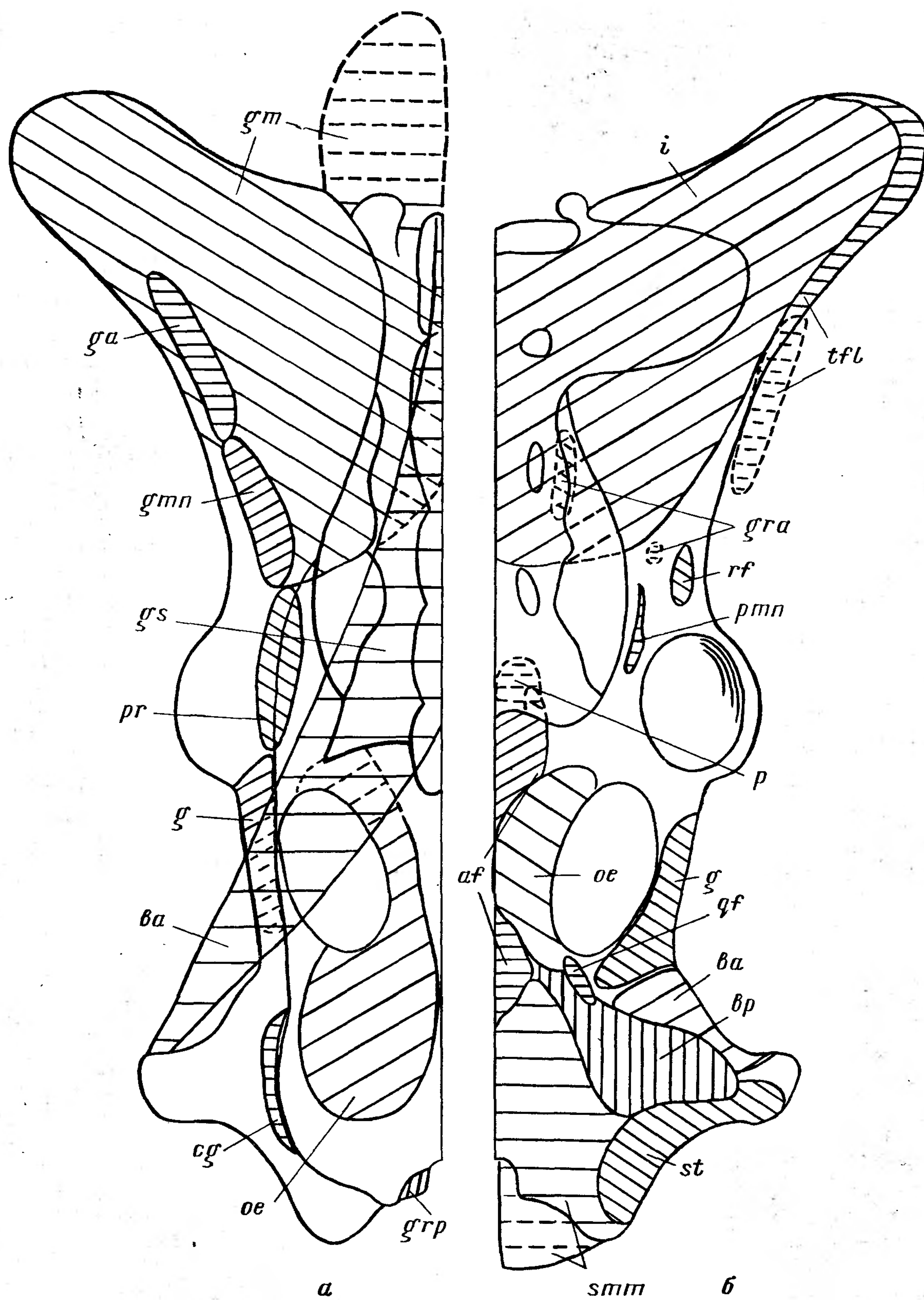
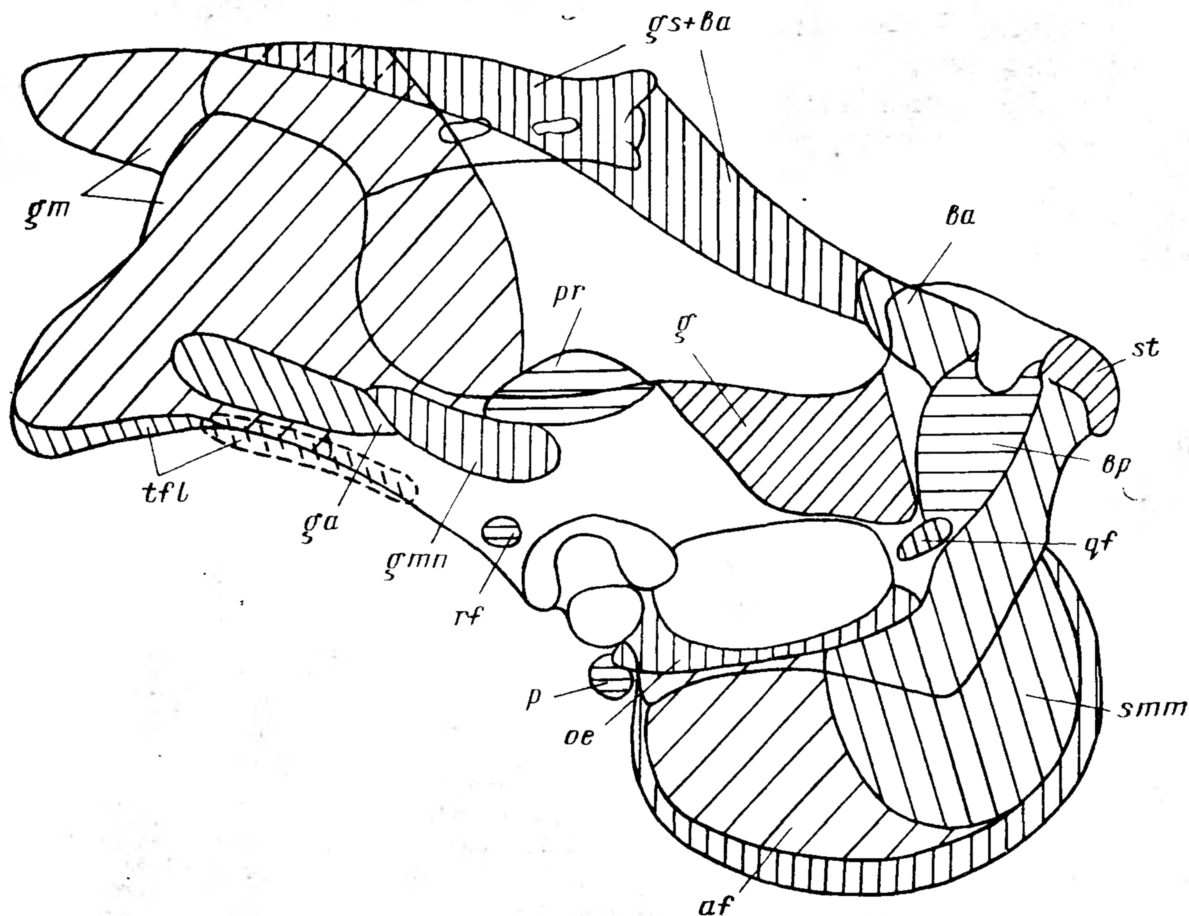

gm
i
ga
tfl
gmn
gra
rf
gs
pmn
pr
p
g
af
oe
g
qf
ba
ba
bp
cg
st
oe
grp
smm
a
б

Рис. 114. Прикрепления мышц на тазовом поясе зубра

а — сверху;
б — снизу;
af — adductor femoris;
ba — biceps femoris anterior;
bp — biceps femoris posterior;
cg — coccygeus;
g — gemelli;
ga — gluteus accessorius;
gm — gluteus medius;
gmn — gluteus minimus;
gra — gracilis anterior;
grp — gracilis posterior;
gs — gluteus superficialis;
i — iliacus;
oe — obturator externus;
p — pectineus;
pmn — psoas minor;
pr — piriformis;
qf — quadratus femoris;
rf — rectus femoris;
smm — semimembranosus;
st — semitendinosus;
tfl — tensor fasciae latae

Рис. 115. Прикрепления мышц на тазовом поясе зубра (латеральная сторона)

af — adductor femoris;
ba — biceps femoris anterior;
bp — biceps femoris posterior;
g — gemelli;
ga — gluteus accessorius;
gm — gluteus medius;
gmn — gluteus minimus;
gs — gluteus superficialis;
oe — obturator externus;
p — pectineus;
pr — piriformis;
rf — rectus femoris;
smm — semimembranosus;
st — semitendinosus;
tfl — tensor fasciae latae



из наиболее мощных мышц комплекса, уступающая по силе только бицепсу (19—24%). Тенденции к ее изменению с возрастом различны у зубра и бизона. У первых ее вес растет, у вторых падает. В результате у взрослых бизонов мускул ослаблен, достигая у Кондора всего 18,7% против 22,3% у Мотылька. Таким образом, m. semitendinosus ведет себя прямо обратно комплексу, состоящему из m. gluteobiceps и m. tensor fasciae latae как по возрастным изменениям, так и по окончательному результату, будучи слабее у бизона, чем у зубра. Начинается полусухожильная мышца от наружного края седалищного бугра (см. рис. 114, 115), а у бизона еще и крепким апоневрозом (толщина 3 мм) по каудальному краю седалищной кости. Брюшко мышцы идет между m. biceps femoris и m. semimembranosus. В дистальной четверти бедра она переходит в пластинчатое сухожилие, которое кончается в особой ямке на медиальной поверхности crista tibiae (рис. 120, *в, г*), но не на tuberositas tibiae как пишет Свежинский [1962]. От каудального края этого сухожилия отходит сухожильная оттяжка (см. рис. 119), которая крепится сразу же дистальнее прикрепления основного сухожилия (Мотылек, Кондор), на протяжении, примерно вдвое меньшем, чем у последнего (Мотылек), или таком же (Кондор). Однако у одной из исследованных самок (Рубка) прикрепление оттяжки было смещено значительно дистальнее с большим отрывом от основного прикрепления (более чем на $^1/_5$ длины большой берцовой кости). Прикрепление m. semitendinosus Мотылька, включая оттяжку, имеет протяжение, составляющее чуть меньше четверти длины тибии (23,5%). Его проксимальный край лежит на кости, отступая от ее проксимального конца на треть длины (30%). Аналогичное прикрепление у бизона смещено проксимальнее (лишь на 20% длины кости от края), что значительно уменьшает плечо рычага.

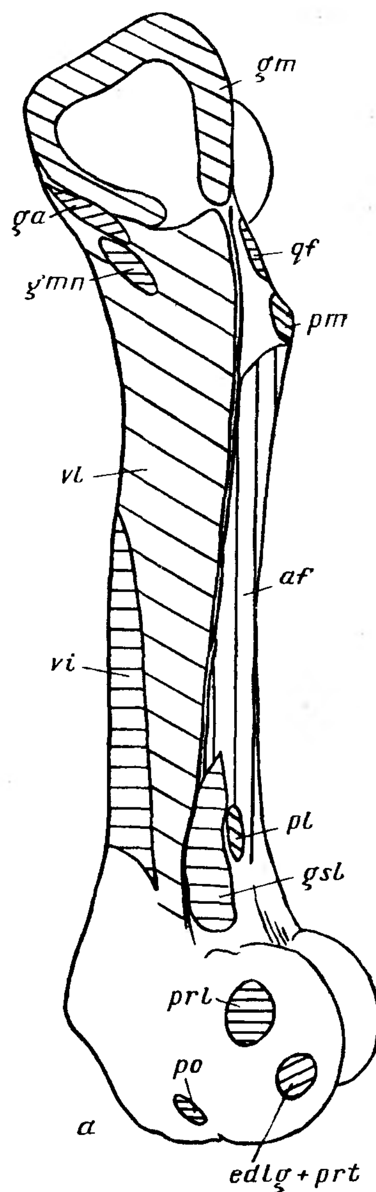
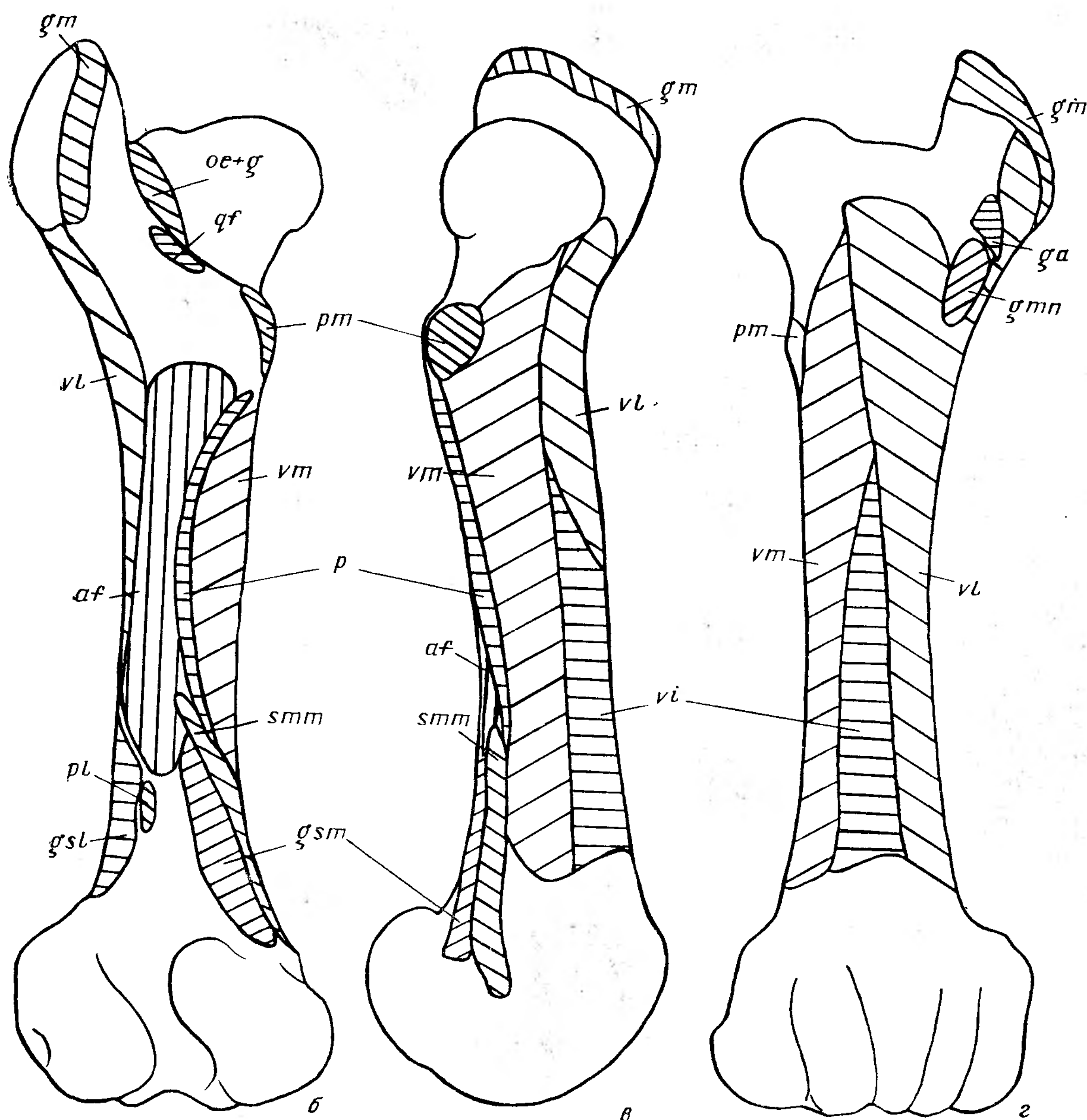


Рис. 116. Прикрепления мышц на бедре у зубра

а — латеральная;
б — задняя;
в — медиальная;
г — передняя поверхности;
af — adductor femoris;
edlg + prt — ext. digitorum longus + peroneus tertius;
ga — gluteus accessorius;
gm — gluteus medius;
gmn — gluteus minimus;
gsl — gastrocnemius lateralis;
gsm — gastrocnemius medialis;
oe + g — obturator externus + gemelli;
p — pectineus;
pl — plantaris;
pm — psoas major;
po — popliteus;
prl — peroneus longus;
qf — quadratus femoris;
smm — semimembranosus;
vi — vastus intermedius;
vl — vastus lateralis;
vm — vastus medialis

От каудального края мышечного брюшка m. semitendinosus отходит еще одна сухожильная оттяжка, идущая к ахилловому сухожилию, где она сливается с аналогичной оттяжкой от m. gracilis.

M. gracilis anterior, передняя стройная мышца (см. рис. 118), часто не по праву называемая m. sartorius, портняжной мышцей (подробнее см.: Гамбарян [1960]; Гаспарян [1967]), самая маленькая из описываемого комплекса (всего 3,5—6%). Ее плоское лентовидное брюшко лежит посередине медиальной поверхности бедра. Начинается двумя головками (см. рис. 114, *б*, 115), более задняя — плоским сухожилием (35—40 мм у зубров, но всего 13 мм у бизона) от конечного сухожилия m. psoas minor, крепящегося на подвздошной кости, передняя же головка у исследованных самок — от фасции m. psoas minor тонким апоневрозом (10 мм ширины), выходящим наружу из-под малой поясничной мышцы, и от фации m. iliacus



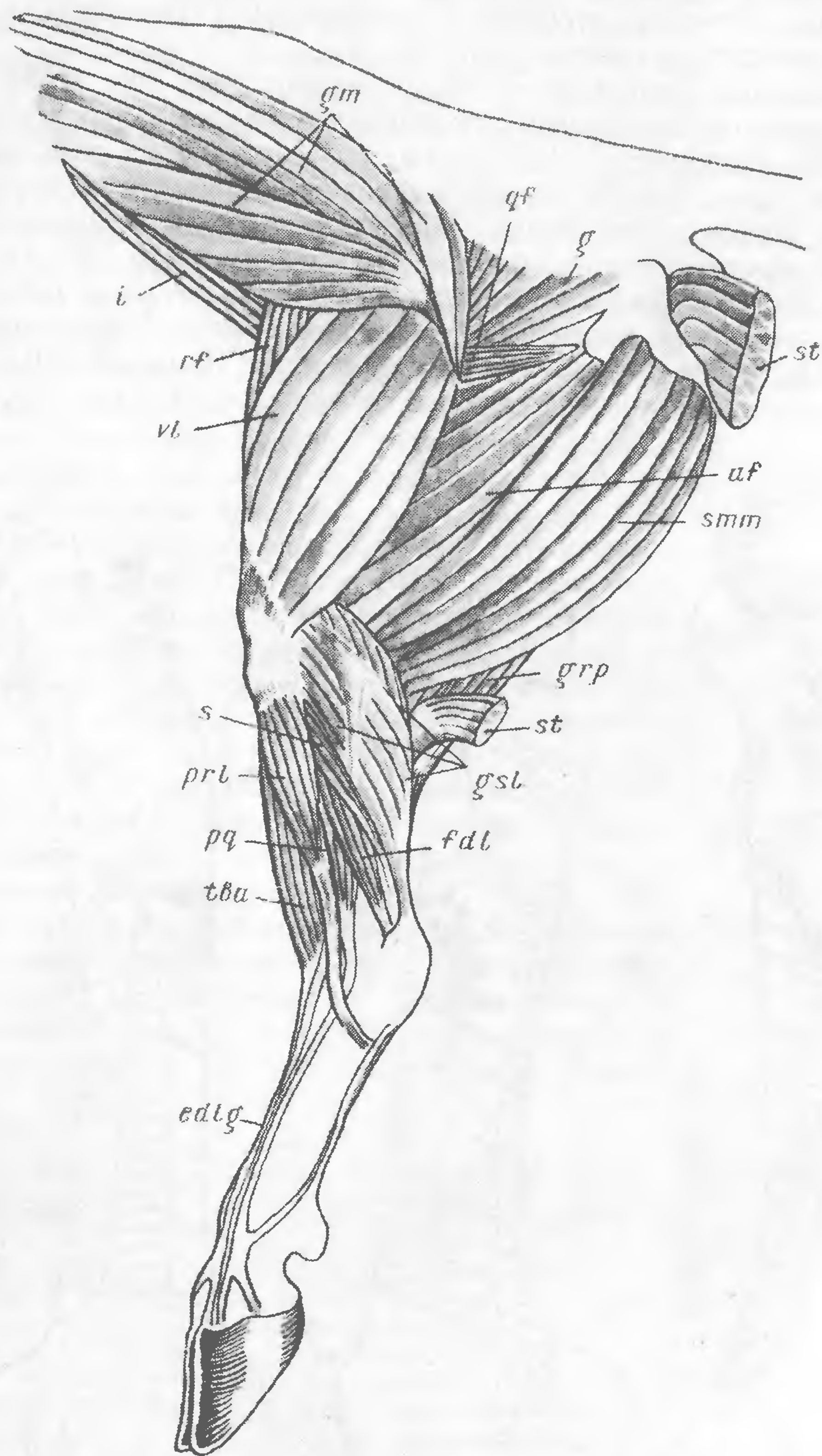

gm
gf
g
i
st
rf
vl
af
smm
grp
s
st
prl
gsl
pq
fdl
tba
edlg

Рис. 117. Мускулатура задней конечности у зубра (латеральная сторона, второй слой)

af — adductor femoris;
edlg — ext. digitorum longus;
fdl — fl. digitorum longus;
g — gemelli;
gm — gluteus medius;
grp — gracilis posterior;
gsl — gastrocnemius lateralis;
i — iliacus;
prl — peroneus longus;
pq — peroneus quartus;
qf — quadratus femoris;
rf — rectus femoris;
s — soleus;
smm — semimembranosus;
st — semitendinosus;
tba — tibialis anterior;
vl — vastus lateralis

←

→

Рис. 118. Мускулатура задней конечности зубра (медиальная сторона, поверхностный слой)

cg — coccygeus;
edlg — ext. digitorum longus;
fdt — fl. digitorum tibialis;
gra — gracilis anterior;
grp — gracilis posterior;
gsm — gastrocnemius medialis;
i — iliacus;
im — interosseus medialis;
lag — ligamentum accessorius gracili;
last — lig. acc. semitendinosi;
oe — obturator externus;
p — pectineus;
pm — psoas major;
pmn — psoas minor;
prt — peroneus tertius;
rf — rectus femoris;
scdb — sacrococcygeus dorsalis brevis;
scdl — sacrococcygeus dorsalis longus;
scvb — sacrococcygeus ventralis brevis;
scvl — sacrococcygeus ventralis longus;
tfl — tensor fasciae latae;
vm — vastus medialis

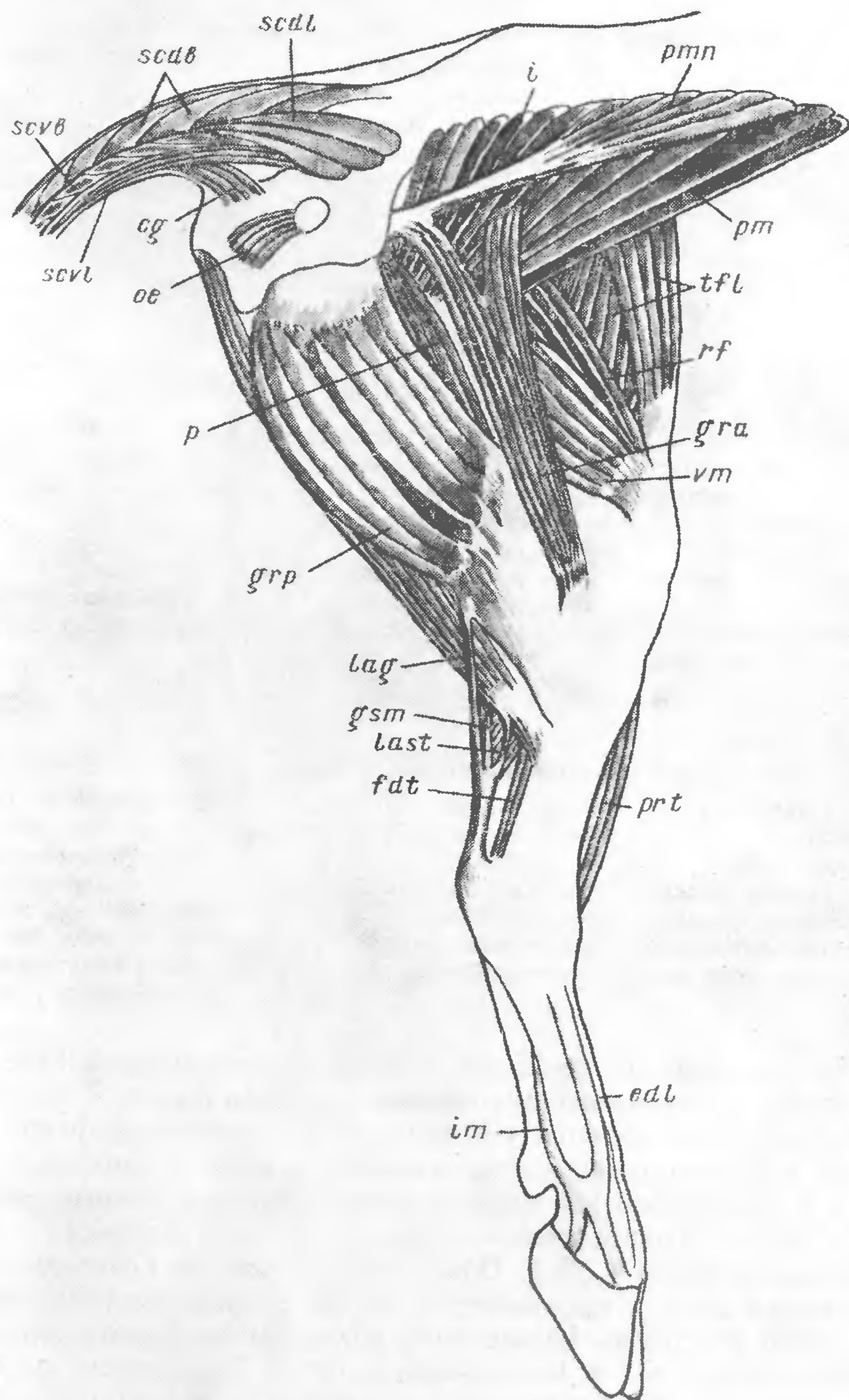
→

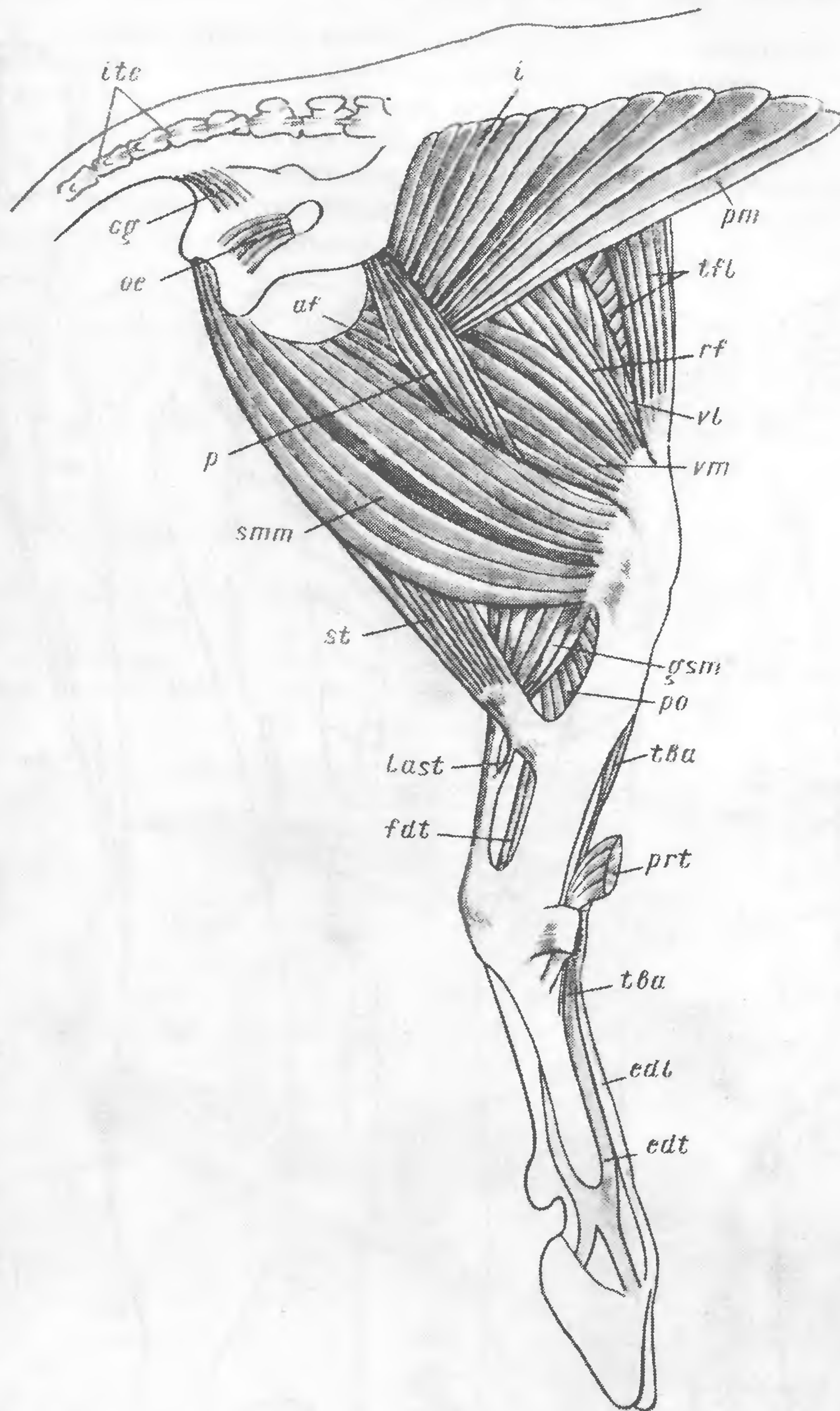
Рис. 119. Мускулатура задней конечности зубра (медиальная сторона, второй слой)

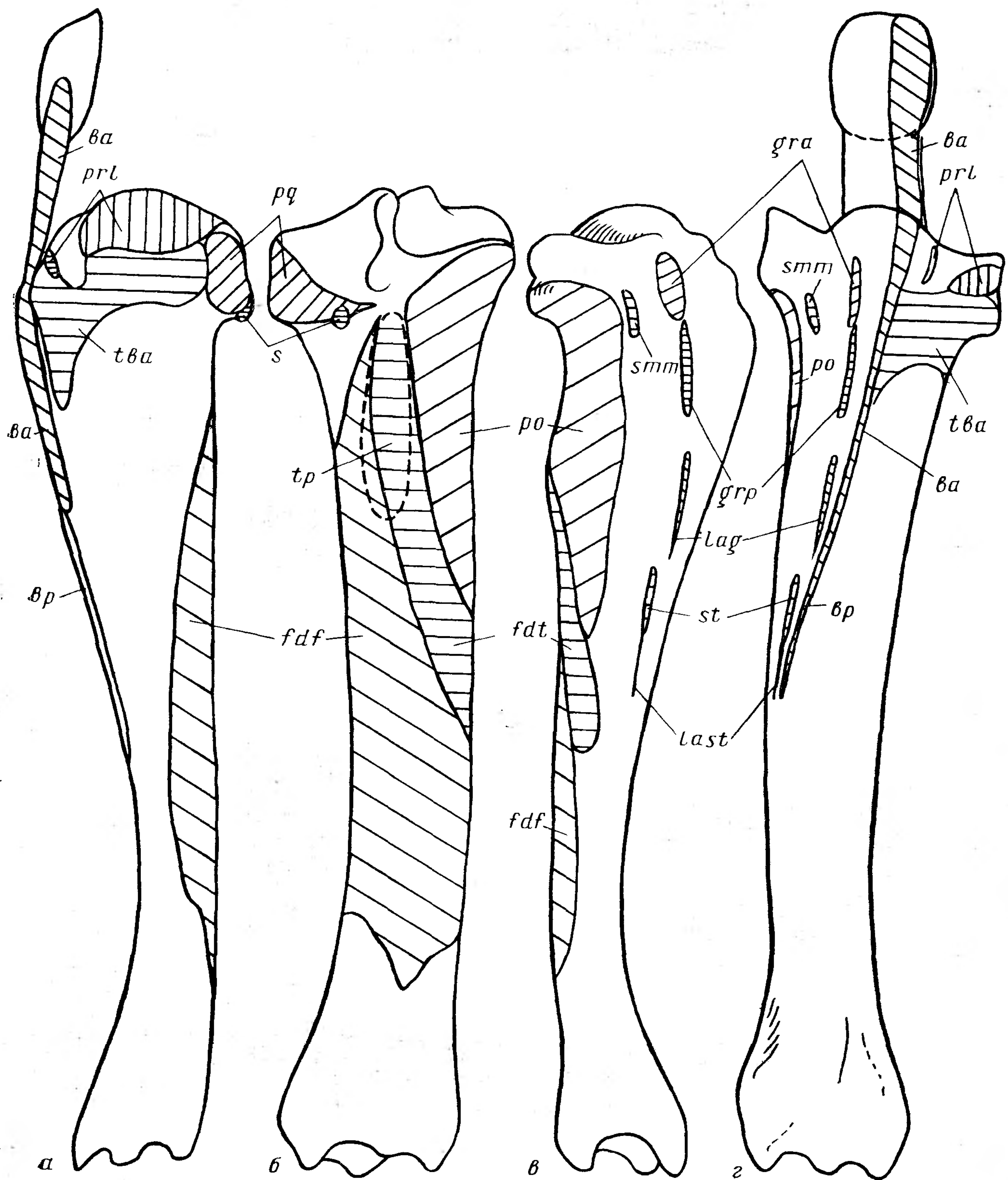
af — adductor femoris;
cg — coccygeus;
edl — ext. dig. longus;
edt — ext. digitorum tertius;
fdt — fl. digitorum tibialis;
gsm — gastrocnemius medialis;
its — intertransversarius caudae;
i — iliacus;
last — lig. accessorius semitendinosi;
oe — obturator externus;
p — pectineus;
pm — psoas major;
po — popliteus;
prt — peroneus tertius;
rf — rectus femoris;
smm — semimembranosus;
st — semitendinosus;
tba — tibialis anterior;
tfl — tensor fasciae latae;
vl — vastus lateralis;
vm — vastus medialis

сухожилием шириной около 35 мм, причем от последнего идет апоневротическая оттяжка к конечному сухожилию m. psoas minor. В противоположность этому передняя головка у Мотылька начинается от фасции большой поясничной и подвздошной мышц мясисто, в виде общего брюшка 72 мм ширины, а у бизона это же мясисто начинающееся брюшко имеет ширину всего в 10 мм (относительный вес m. gracilis anterior у Мотылька 5,4%, у Кондора всего 4,3%). Обе головки мускула срастаются и в виде общего брюшка идут к переднему краю m. gracilis posterior, на котором они кончаются мышечно. Кроме того, самостоятельное сухожилие идет к голени, где кончается на tuberositas tibiae и ligamentum collaterale mediale (см. рис. 120, *в*). Это сухожилие дистально сращено с конечным сухожилием m. gracilis posterior.

M. gracilis posterior, задняя стройная мышца (см. рис. 118), значительно сильнее предыдущего мускула, достигая 9,5—11% от веса всех длинных заднебедренных мышц. Ее широкое плоское брюшко, лежащее


scdl
scdв
scvв
i
pmn
pm
cg
scvl
oe
tfl
rf
p
gra
vm
grp
lag
gsm
last
fdt
prt
edl
im


itc
i
cg
oe
pm
tfl
af
rf
vl
p
vm
smm
st
gsm
po
tba
last
fdt
prt
tba
edl
edt


ва
prl
pq
tва
s
ва
вр
fdf
tp
po
fdt
fdf
smm
gra
smm
po
grp
lag
st
last
prl
ва
tва
ва
вр
а
б
в
г

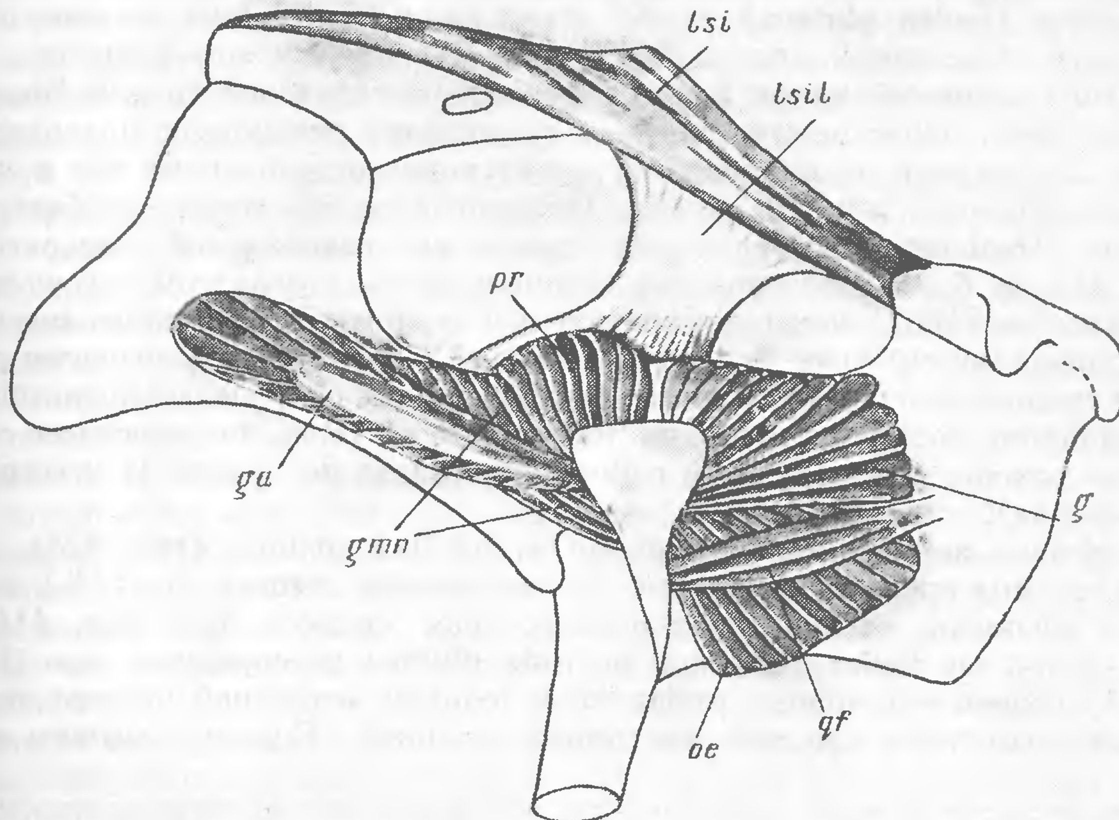
позади m. gracilis anterior, начинается сухожильно-мышечно вентральнее симфиза таза от нижнего края сухожильной пластинки, образованной началами правых и левых аддукторов бедра и полуперепончатых мышц (см. рис. 115, *б*, 116). Дистальнее брюшко может подразделяться на переднюю и заднюю части, из которых передняя срастается внутренней поверхностью с m. pectineus. В дистальной четверти бедра обе части переходят в общее пластинчатое сухожилие, которое раздваивается. Одна ветвь идет к

Рис. 120. Прикрепления мышц на костях голени у зубра

а — латеральная сторона; *б* — сзади; *в* — медиальная сторона; *г* — спереди; *ba* — biceps anterior; *bp* — biceps posterior; *fdf* — fl. digiorum fibularis; *fdt* — fl. dig. tibialis; *gra* — gracilis anterior; *grp* — gracilis posterior; *lag* — lig. acc. gracili; *last* — lig-acc. semitendinosi; *prl* — peroneus longus; *po* — popliteus; *pq* — peroneus quartus; *s* — soleus: *smm* — semimembranosus; *st* — semitendinosus; *tba* — tibiales anterior; *tp* — tibialis posterior

Рис. 121. Короткие мышцы тазобедренного сустава зубра

g — gemelli; *ga* — gluteus accessorius; *gmn* — gluteus minimus; *lsi* — lig. sacroischiadicum; *lsil* — lig. sacroiliacum; *oe* — obturator externus; *pr* — piriformis; *qf* — quadratus femoris



ахлиллову сухожилию, вторая оканчивается на медиальной поверхности тибии дистальнее сухожилия задней стройной мышцы, с которым оно сращено. На переднем крае этого пластинчатого сухожилия кончаются мышечные волокна передней стройной мышцы. От каудального края сухожилия при его подходе к тибии идет сухожильная оттяжка, закрепленная дистальным прикреплением m. semitendinosus на медиальной поверхности crista tibiae на протяжении примерно четверти длины большой берцовой кости (см. рис. 120, *в, г*). Мы не обнаружили на наших экземплярах зубров и бизона ни апоневротического закрепления совместно с m. gracilis anterior на медиальном надмыщелке бедра, ни соединения сухожилия, идущего к tuber calcanei, с аналогичным сухожилием m. semimembranosus [Świeżynski, 1962], который вообще не имел у нас связи с ахилловым сухожилием. Однако такое сухожилие, как отмечено выше, имелось у m. semitendinosus, и именно оно срасталось с сухожилием, идущим от m. gracilis posterior.

Ягодичная группа мышц составляет 10—12% от веса всех мышц задней конечности, таким образом, почти втрое уступая предыдущей группе.

M. gluteus medius, средняя ягодичная мышца (рис. 113), представляет основную массу мышц комплекса (видимо, около 80%) [35]. Она частично покрыта сзади m. gluteus superficialis, а спереди ягодичной фасцией (fascia glutaea), сросшейся с фасциальной оболочкой средней ягодичной мышцы. Начинается этот мускул от маклока (см. рис. 114, *а*, 115), по всему переднему краю и латеродорзальной поверхности крыла подвздошной кости (facies glutaea) выше отхождения m. gluteus accessorius и крестцово-седалищной связки до уровня III крестцового позвонка. Отдельный мышечный пучок идет от фасции разгибателей спины. Брюшко мышцы имеет перистое строение — к срединному сухожилию подходят волокна как спереди от маклока, сверху от подвздошной кости, так и сзади от крестцово-седалищной связки. Оканчивается на верхушке большого вертела (trochanter major) и по краям его латеральной поверхности (рис. 116, *а, б, г*). Крестцово-седалищная часть этого мускула описана Свежинским [1962] как самостоятельный m. piriformis, прикрепляющийся по каудальному краю большого вертела. У бизона часть мышечных волокон средней ягодичной мышцы начинается также от вентрального края подвздошной кости вместе с m. tensor fasciae latae, но крестцово-седалищное отхождение несколько сокращено (назад до уровня II крестцового позвонка).

M. gluteus accessorius, добавочная ягодичная мышца (рис. 121), расположена под средней ягодичной. Эта маленькая мышца (8—11%) начинается несколько отступя от переднего края маклока (см. рис. 114, *а*, 115) от той же facies glutaea и по linia glutaea до середины тела ilium. Со всех сторон отхождение добавочной головки ягодичной мышцы, таким образом, окружено средней ягодичной мышцей. Волокна мышцы идут

[35] В ряде случаев она взвешивалась вместе с m. gluteus accessorius.

каудовентрально, образуя удлиненное брюшко, которое кончается крепким сухожилием на краниолатеральном крае большого вертела (см. рис. 116, *а, г*), а не на заднем, как пишет Свежинский [1962], что видимо, вообще невозможно, так как передний и задний края вертела занимает прикрепление m. gluteus medius. У бизона m. gluteus accessorius начинается несколько каудальнее, больше отступя от переднего края маклока. Степень дифференциации этой мышцы, очевидно, варьирует. Она может быть сращена с m. gluteus medius до полной утери самостоятельности (например, на левой стороне у Рубки).

Еще глубже и каудальнее, чем m. gluteus medius и m. gluteus accessorius, расположена мышечная масса, составляющая около 8—11% от веса мышц комплекса, которая представляет собой почти нераздельные m. gluteus minimus, малую ягодичную мышцу, и m. piriformis, грушевидную мышцу (см. рис. 121). Волокна, соответствующие первой из них, начинаются от тела подвздошной кости, второй — от крестцово-седалищной связки (см. рис. 114, *а*, 115). Они конвергируют к передней поверхности проксимального конца большого вертела сразу же дистальнее прикрепления m. gluteus accessorius. В литературе часто встречается мнение, что у копытных m. piriformis слит с m. gluteus medius [Акаевский, 1968; Świežynski, 1962]. Однако настоящий m. piriformis большинства млекопитающих начинается от вентральной поверхности тел крестцовых позвонков в большом удалении от отхождения m. gluteus medius, будучи топографически значительно ближе к m. gluteus minimus. Трудно представить переход места отхождения мускула за крестцово-седалищную связку на подвздошную кость, что позволило бы ему контактировать со средней ягодичной мышцей. Гораздо резоннее считать его слившимся с m. gluteus minimus, а мускульные волокна, идущие от подвздошной кости, рассматривать, как это сделано выше, просто частью m. gluteus medius.

Короткие заднебедренные мышцы рассматриваются здесь в составе четырех мышц: полуперепончатой, аддуктора бедра, гребешковой и квадратной бедра. Обычно первая из них включается в комплекс длинных заднебедренных мышц, вместе со своим соседом m. semitendinosus, однако в отличие от него лишь незначительная ее часть выходит за пределы бедра. Таким образом, этот мускул является в основном односуставным, а не многосуставным. Вместе мышцы этого комплекса составляют 18,5—20% от веса всех мышц задних конечностей; бóльшая часть приходится на m. semimembranosus (60—70% от общего веса комплекса), затем — на m. adductor femoris (20—30%), m. pectineus имеет относительный вес, не превышающий 10% веса комплекса, и всего менее 1% остается на долю m. quadratus femoris.

M. semimembranosus, полуперепончатая мышца (см. рис. 117, 119), расположена под m. gracilis posterior между ним и m. semitendinosus. Начинается от каудальной части седалищной кости (см. рис. 114, *б*, 115), по сращению мускулов правой и левой стороны и по тазовому симфизу. Мощное брюшко мышцы, треугольное в сечении проксимально и более плоское дистально, в своем каудальном крае отделяет часть волокон (m. semi-

membranosus posterior — от 11,5 до 21,5% от общей массы мускула), которая дистально все более и более обособляется и кончается (см. рис. 120, *в, г*) плоским сухожилием на медиальной стороне проксимального конца тибии под ligamentum collaterale mediale, но не к нему, как пишет Свежинский [1962]. Не обнаружили мы, как и Полейнер [Poleiner, 1932], сухожильной оттяжки к ахилловому сухожилию. Основная часть мускула (m. semimembranosus anterior) переходит в дистальной трети бедра в плоское сухожилие, которое кончается на медиальном надмыщелке бедра (см. рис. 116, *б, в*) и по медиальной его губе. У Рубки от этого сухожилия была оттяжка к ligamentum collaterale mediale. У бизона прикрепление на бедре огибает медиально и дистально отхождение m. gastrocnemius mediale, т. е. сравнительно с зубром оно заходит по медальному надмышелку каудальнее.

M. adductor femoris, приводящая мышца бедра (см. рис. 117, 119),— мощный мускул в проксимальной части бедра, лежащий между m. pectineus спереди и m. semimembranosus сзади под m. gracilis posterior. Задний край мышцы сращен с полуперепончатой мышцей. Начинается от симфиза таза (см. рис. 114, *б*, 115) и сухожильной пластинки, образованной сращением правого и левого мускулов. Относительно толстое брюшко мышцы переходит в широкий апоневроз, который прикрепляется по каудальному краю бедра (по labium laterale и медиальнее ее до прикрепления m. pectineus) дистальнее малого вертела на протяжении примерно 40% длины бедра, проникает дистально между сухожилиями mm. gastorocnemius mediale et laterale (рис. 116, *а, б*). У Рогатки и на одной стороне у Рубки часть мышечных волокон (около 15% по весу), отходящая на симфизе таза близ отхождения m. semimembranosus, обособлена (m. adductor accessorius) от общей массы приводящей мышцы бедра и кончается самостоятельно по латеральной губе бедренной кости.

M. pectineus, гребешковая мышца (см. рис. 118, 119), располагается впереди от приводящей мышцы бедра между передней и задней стройными мышцами и большей частью прикрыта последней. Начинается мышечно от всей наружной вентральной поверхности предлобковой связки, соединяющей правую и левую лобковые кости над и немного впереди симфиза и, возможно, от самой лобковой кости (при описании мышцы у первых исследованных экземпляров указанная выше связка не была распознана, и мускул, считалось, отходит от pubis). Мышца образует довольно мощное круглое в сечении брюшко, которое кончается пластинчатым сухожилием по медиальной губе бедра (labium mediale) от малого вертела до уровня дистальной трети кости (рис. 116, *б, в*). У Свежинского [1962], видимо, ошибочно указано прикрепление по каудолатеральному краю бедра.

M. quadratus femoris, квадратная мышца бедра (рис. 117, 121),— очень маленькая мышца, расположенная глубоко под m. biceps femoris и m. adductor femoris. Начинается она мышечно от вентральной поверхности седалищной кости сразу же краниальнее отхождения m. biceps posterior от ischium, у заднего края запирательного отверстия таза (рис. 114, *б*,

115). Веретеновидное брюшко идет краниовентрально к прикреплению на межвертлужном гребне (crista intertrochanterica).

Вентральные мышцы таза и крестца. Эта группа мышц объединена по чисто топографическому признаку и включает как мышцы, не имеющие отношения к работе конечностей,— m. psoas minor, m. quadratus lumborum, так и мощный единственный собственно сгибатель тазобедренного сустава m. iliopsoas (71—76%), а также m. obturator externus (12—16%) и m. gemellus (2—4,5%), супинирующие и фиксирующие тазобедренный сустав. В целом группа уступает по своему весу всем предшествующим, составляя всего 8—10% от общего веса мышц конечности (табл. 25).

M. psoas minor, малая поясничная мышца (см. рис. 118), расположена медиальнее остальных мышц группы (7—10% от веса группы). Она начинается от тел последнего грудного и всех поясничных позвонков (у Мотылька и предпоследнего грудного). Волокна мышцы направляются каудально и образуют веретеновидное брюшко, которое переходит в сухожилие, кончающееся на поясничном бугорке, tuberculum psoadicum и несколько вперед его по подвздошнолонному гребню, crista iliopectinea, тонкой сухожильной оттяжкой.

M. quadratus lumborum, квадратная мышца поясницы (см. рис. 101), состоит из отдельных посегментно расположенных мышечных пучков, которые занимают наиболее дорзальное положение среди мышц комплекса, будучи прижатыми к вентральной стороне поперечнореберных отростков поясничных позвонков. I пучок начинается от тела XIII грудного позвонка, кончается он сухожилием на поперечнореберном отростке II поясничного; II пучок от тела XIV грудного к поперечнореберному отростку III поясничного позвонка; III пучок начинается двумя головками — одна от тела I, вторая от II поясничных позвонков, которые, соединившись, крепятся на поперечнореберном отростке V поясничного позвонка; IV пучок от поперечнореберного отростка III к отростку VI поясничных позвонков. Все эти пучки идут в каудолатеральном направлении. Следующая серия мышечных пучков идет каудомедиально от поперечнореберных отростков IV, V и VI поясничных позвонков к специальному бугру на вентральной поверхности крыла подвздошной кости. Еще один пучок начинается двумя зубцами от поперечнореберных отростков IV и V поясничных позвонков, идет прямо каудально к верхушке поперечнореберного отростка VI поясничного позвонка.

M. iliopsoas, подвздошнопоясничная мышца, состоит из двух сильно сросшихся мышц: m. psoas major, большой поясничной, и m. iliacus, подвздошной мышцы (рис. 118, 119). Первая из них начинается у Мотылька, бизона, а также на одной стороне у Рубки от позвоночного конца последнего ребра и тела последнего грудного позвонка (у Рогатки и Рубки на второй стороне от двух последних ребер и грудных позвонков) и от медиальных двух третей поперечнореберных отростков всех поясничных позвонков. Обширное брюшко мышцы проходит между обеими частями подвздошной мышцы, образуя наружное сухожильное зеркало, к которому на уровне прямой мышцы бедра прирастают мышечные волокна

латеральной части m. iliacus, которые кончаются у самого дистального конца его, прикрепленного к малому вертелу (см. рис. 116). Глубокие волокна m. psoas major полностью сращены с m. iliacus. Подвздошная мышца начинается мясисто от всей поверхности крыла подвздошной кости и крестца (см. рис. 114, *б*), будучи локализована, таким образом, каудодорзальнее большой поясничной мышцы, сухожилие которой делит ее брюшко на две дифференцированные только у поверхности, но не в глубине части: медиальную с волокнами от крестца и латеральную, волокна которой начинаются на подвздошной кости. Как уже сказано, волокна подвздошной мышцы сращены с волокнами большой поясничной мышцы или прирастают к его конечному сухожилию.

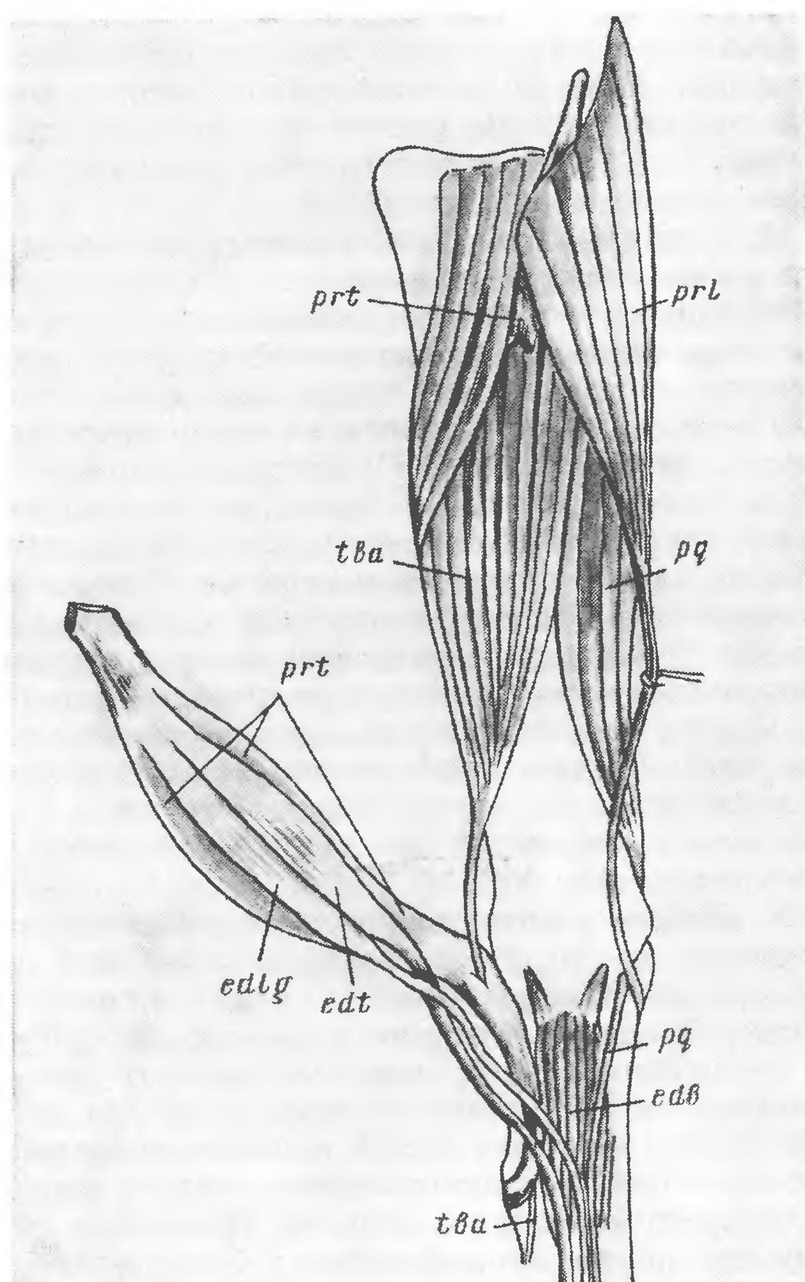


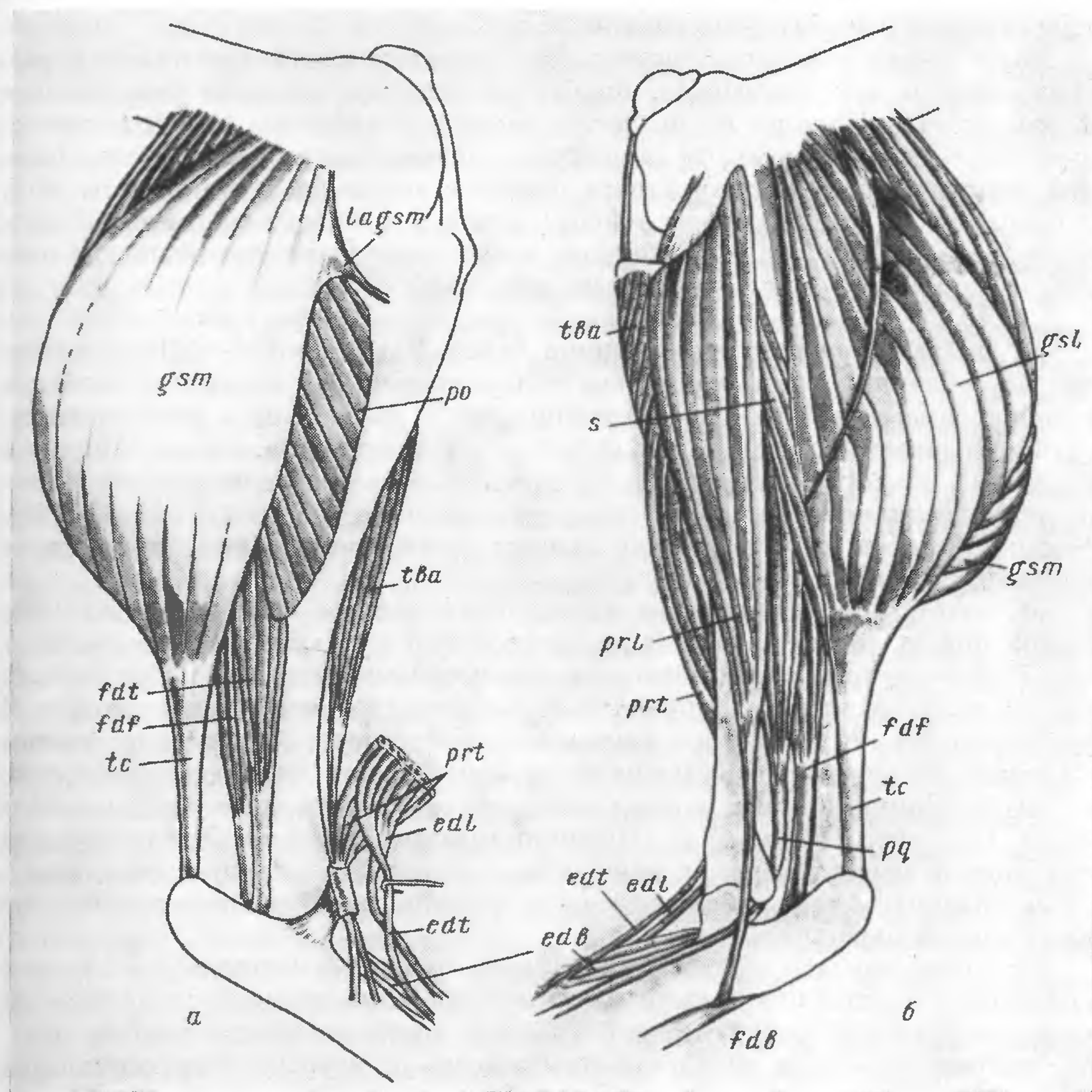
Рис. 122. Мускулатура голени зубра (спереди)

edb — ext. digitorum brevis;
edlg — ext. digitorum longus;
edt — ext. digitorum tertius;
prl — peroneus longus;
prt — peroneus tertius;
pq — peroneus quartus;
tba — tibialis anterior

Рис. 123. Мускулатура голени зубра

а — медиальная;
б — латеральная стороны;
edb — ext. digitorum brevis;
edlg — ext. digitorum longus;
edt — ext. digitorum tertius;
fdf — fl. digitorum fibularis;
fdt — fl. digitorum tibialis;
gsl — gastrocnemius lateralis;
gsm — gastrocnemius mediali
lagsm — ligamentum accessori m. gastrocnemius medialis;
prl — peroneus longus;
po — popliteus;
pq — peroneus quartus;
prt — peroneus tertius;
s — soleus;
tba — tibialis anterior;
tc — tendo calcaneus

M. obturator externus, наружный запиратель (см. рис. 118, 119, 121), треугольная плоская мышца, лежащая позади тазобедренного сустава на латеральной стороне таза медиальнее квадратной мышцы бедра. Бóльшая часть ее волокон начинается от внутренней (дорзальной) стороны симфизной ветви лонной и седалищных костей, проходит сквозь запертое отверстие и сливается с волокнами, начинающимися с вентральной (наружной) стороны таза. Здесь они начинаются от предлонной поперечной связки сразу же за гребешковой мышцей, симфиза и даже отчасти заходят дистальнее симфиза на сращение правой и левой мышц (см. рис. 114, *б*, 115). Волокна конвергируют краниально и прикрепляются (см. рис. 116, *б*) сухожилием в вертлужной впадине, fossa tro-



chanterica. Часть волокон, идущих от внутренней поверхности таза и проходящих через запирательное отверстие [Свежинский, 1962) вслед за многими другими, определяет как m. obturator internus внутренний запиратель.

На самом деле последняя мышца (например, у лошади) имеет свой ход (перебрасывается через малую седалищную вырезку сверху), иное происхождение (как производное дорзальной мышечной массы) и иное нервное обеспечение.

M. gemillus, двойничная мышца (см. рис. 121),— небольшая, плоская. Она начинается от вертлужной ветви седалищной кости по краю incisura ischiadica minor (см. рис. 114, 115), каудально до отхождения m. biceps femoris от седалищного бугра и вентрально до запирательного отверстия и отхождения квадратной мышцы бедра. Мышечные волокна дистально крепятся на конечном сухожилии наружного запирателя и кончаются вместе с ним в вертлужной впадине.

Разгибатели коленного сустава. Весь этот комплекс, как правило, рассматривается как единый m. quadriceps femoris, четырехглавая мышца бедра, которая состоит из m. rectus femoris и трех mm. vasti, и составляет 14—18% от веса мышц задней конечности. Как у зубров, так и у бизонов, относительный вес комплекса падает с возрастом у самцов (на 1,5% у бизонов и примерно 3% у зубров), причем у бизона происходит некоторое перераспределение мышечных масс: возрастает удельный вес прямой мышцы бедра при падении веса mm. vasti.

M. rectus femoris, прямая мышца бедра (см. рис. 114—116),— наиболее обособленная часть комплекса с дополнительной функцией сгибания тазобедренного сустава. Она составляет от 30 до 37% веса всего комплекса. Располагается на передней стороне бедра между m. vastus lateralis и m. vastus medialis. Начинается от специальной шероховатости на подвздошной кости впереди от вертлужной впадины (см. рис. 114, *б*, 115). Мощное веретеновидное брюшко мышцы дистально крепится на верхушке коленной чашечки.

M. vastus lateralis, толстая латеральная мышца (см. рис. 114, 119), лежит под m. tensor fasciae latae латеральнее предыдущей. Это наиболее сильная часть комплекса, более чем вдвое превышающая вес обеих вместе других толстых мышц — медиальной и промежуточной (вместе mm. vasti достигают 63—70% от веса комплекса). Обширное отхождение мышцы занимает бóльшую часть площади на латеральной поверхности бедра — по всей labium laterale, краниальнее ее заходя на переднюю поверхность (см. рис. 116, *а*, *б*, *г*). Брюшко мышцы образует медиально ложе для прямой мышцы бедра, к конечному сухожилию которой прикрепляются ее волокна. Лишь небольшая часть волокон самостоятельно кончается на коленной чашечке.

M. vastus medialis, толстая медиальная мышца (см. рис. 118, 119), располагается медиальнее прямой мышцы бедра. Она начинается от большей части медиальной поверхности бедренной кости по labium mediale и далее вперед, заходя на переднюю поверхность до встречи в проксимальной

части кости с отхождением m. vastus lateralis (см. рис. 116, *б — г*). Кончается на медиальной поверхности коленной чашечки.

M. vastus intermedius, толстая промежуточная мышца — наиболее глубокая и короткая часть комплекса, прикрытая всеми остальными. У исследованных нами экземпляров она почти полностью была сращена с медиальной головкой. Волокна, соответствующие m. vastus intermedius, отходят от передней поверхности бедренной кости, вклиниваясь проксимально между отхождениями латеральной и медиальной головок четырехглавой мышцы бедра (см. рис. 116, *а, г*) до уровня проксимальной трети длины кости. Как и остальные головки четырехглавой мышцы бедра, эта мышца крепится на коленной чашечке.

Мускулатура голени и стопы (рис. 122, 123). Обычно все мышцы, лежащие в пределах голени и стопы, рассматривают как расположенные на передней (дорзальной) поверхности (разгибатели стопы и пальцев) и на задней (плантарной) поверхности (сгибатели стопы и пальцев). Однако учитывая действие m. triceps surae (mm. gastrocnemius lateralis et medialis и m. soleus) на коленный сустав, целесообразно этот комплекс описать отдельно, перед остальными мышцами.

M. triceps surae, трехглавая мышца голени, составляет около 4,5—5,5% веса мышц задней конечности или 59—62% от веса мышц плантарной стороны голени (см. табл. 25). С возрастом у самцов относительный вес этой мышцы падает. У бизонов мышца несколько слабее, чем у зубров. Фактически трехглавая мышца голени состоит из трех мышц, соединенных между собой дистально. M. gastrocnemius lateralis, латеральная икроножная мышца (см. рис. 117, 123, *б*), наиболее сильная часть трехглавой мышцы (55—58% у зубров и 53% у бизонов). Начинается мощным сухожилием от латеральной части fossa plantaris и мышечно по дистальной части латеральной губы бедренной кости, заходя за нее на латеральную поверхность бедра (см. рис. 116, *а, б*). Сильно вздутое брюшко мышцы дистально переходит в крепкое сухожилие, сращенное с аналогичным сухожилием m. gastrocnemius medialis и m. soleus в tendo calcaneus s. Achillis, ахиллово сухожилие, крепящееся на пяточном бугре.

M. gastrocnemius medialis, медиальная икроножная мышца (см. рис. 118, 119, 123, *а*) (41—44% у зубров и 46—47% у бизонов, обращает на себя внимание большая разница в весе обеих икроножных мышц у зубров сравнительно с бизонами). Она начинается мышечно по дистальной части labium mediale и на медиальном надмыщелке (рис. 116, *б, в*). У бизона имеется еще дополнительная порция волокон, начинающаяся на плантарной поверхности бедра вплоть до отхождения m. plantaris. Медиальная поверхность брюшка m. gastrocnemius medialis несет сухожильное зеркало, от которого поперек направления мышечных волокон идет сухожильная оттяжка к медиальному надмыщелку. Часть волокон крепится на каудальном краю m. gastrocnemius lateralis, остальная переходит в ахиллово сухожилие.

M. soleus, пяточная мышца (см. рис. 118, 123, *б*), совсем крошечная, всего около 0,5% от веса трехглавой мышцы голени, которая расположе-

на в глубине мышц плантарной стороны голени под латеральной икроножной мышцей между мышцами флексорной и малоберцовой групп. Она начинается в области capitulum fibulae, головки малоберцовой кости, от начального сухожилия m. ext. digiti quarti proprius, а кончается на внутренней поверхности латеральной икроножной мышцы, немного не доходя до ахиллового сухожилия.

Особое место по своей функции короткого сгибателя коленного сустава занимает m. popliteus, подколенная мышца (рис. 123), лежащая в проксимальной части голени под m. gastrocnemius medialis. Это относительно сильная мышца (около 1% от веса мышц задней конечности), начинающаяся сухожилием от fossa musculi poplitei, ямки подколенного мускула, на латеральном надмыщелке бедра (см. рис. 116, *а*), сухожилие проникает под laterale и дистально переходит в мышечное брюшко, волокна которого веерообразно расходятся и прикрепляются по медиокаудальному краю проксимальной части большеберцовой кости (см. рис. 120, *б, в*).

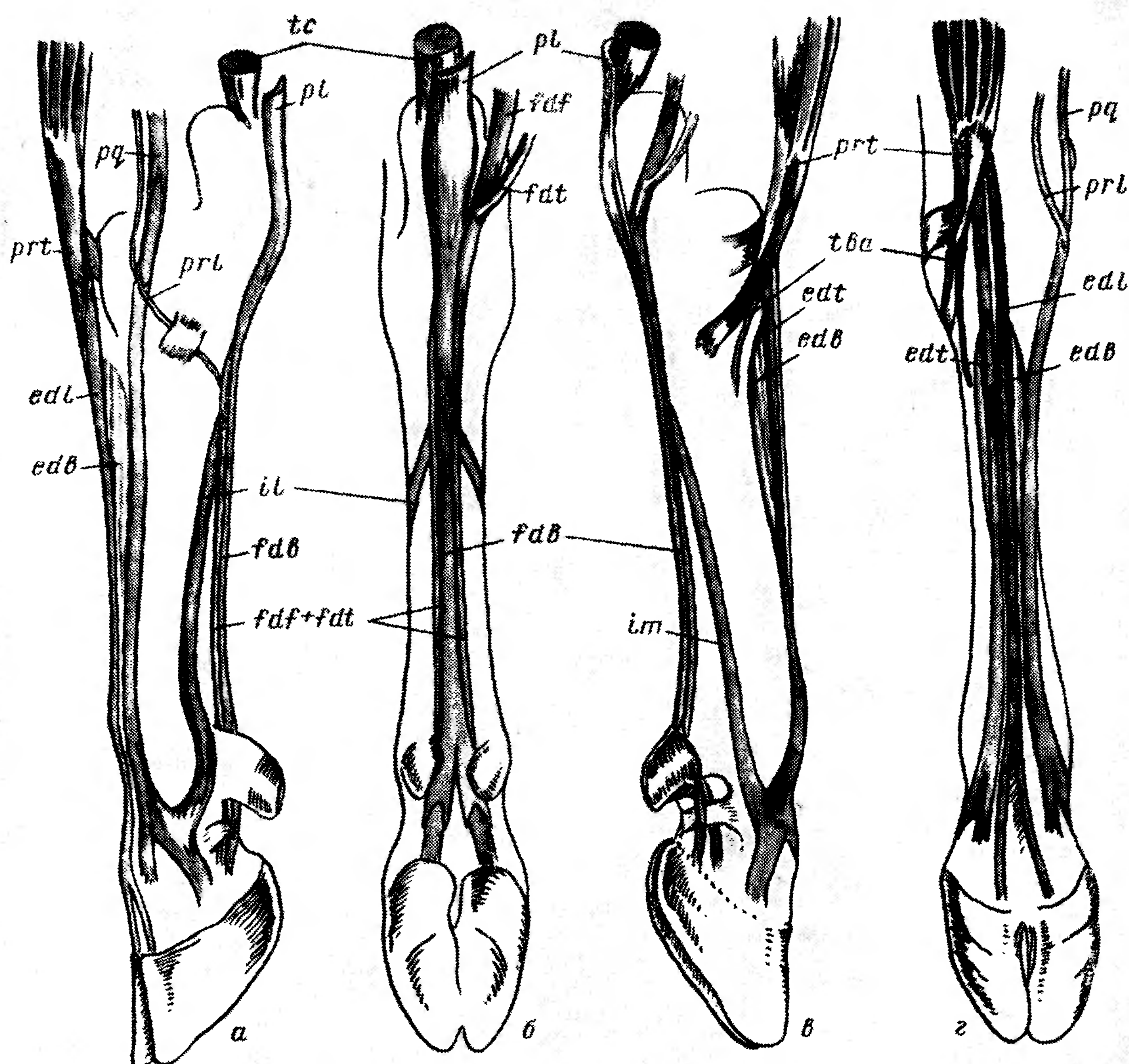
Разгибатели стопы и пальцев[36]. Эта группа из 6 мышц, составляющих от 2,7 до 3,4% веса мышц задних конечностей. С возрастом относительный вес этих мышц несколько увеличивается и у зубров и у бизонов. При этом происходит перераспределение мышечных масс, особенно заметное у бизонов: уменьшается удельный вес почти всех мышц комплекса при значительном увеличении mm. ext. digitorum longus et digiti tertii proprius. У зубра, наоборот, вес обеих последних мышц падает, но растет относительный вес m. fibularis tertius при большем или меньшем постоянстве в развитии mm. tibialis anterior, peroneus longus et ext. digiti quarti proprius.

M. tibialis anterior, передняя большеберцовая мышца (см. рис. 117, 119, 122—124),— сравнительно небольшая мышца, которая составляет около 11—12,5% от веса мышц группы и лежит на антеролатеральной поверхности голени, частично прикрытая m. peroneus tertius. Начинается на латеральной поверхности tuberositas tibiae и crista tibiae и на condylus lateralis tibiae (см. рис. 120, *а, г*). Дополнительная очень маленькая головка, отсутствующая у бизона, отходит от латеральной стороны этого же мыщелка и фасции длинной малоберцовой мышцы. Обе головки сливаются и образуют широкое уплощенное брюшко с выемкой, идущей с латеральной стороны медиодистально и образующей ложе для m. peroneus tertius (см. рис. 122). В дистальной части голени оно переходит в тонкое сухожилие, которое на уровне скакательного сустава проникает внутрь сухожилия m. peroneus tertius, образующего как бы чехол вокруг него (см. рис. 122, 124), затем выходит из него и кончается на медиальной

[36] Вопреки принятому в ветеринарной анатомии (например, Акаевский [1968] и др.) мы, вслед за сравнительными морфологами и анатомами человека, разгибанием называем дорзальную флексию стопы и пальцев, производимую мышцами-экстензорами, и сгибанием — вентральную (плантарную) флексию, выполняемую мышцами-флексорами.

Рис. 124. Мускулатура стопы зубра

а — латеральная сторона;
б — сзади;
в — медиальная сторона;
г — спереди;
edb — ext. digitorum brevis;
edl — ext. digitorum longus;
edt — ext. digitorum tertius;
fdb — fl. digitorum brevis;
fdf — fl. digitorum fibularis;
fdt — fl. digitorum tibialis;
il — interosseus lateralis;
im — interosseus medialis;
pl — plantaris;
pq — peroneus quartus;
prl — peroneus longus;
prt — peroneus tertius;
tba — tibialis anterior;
tc — tendo calcaneus



стороне I tarsale и проксимальном конце os canon. У бизона часть мышечных волокон, отходящих от проксимального конца тибии у condylus laterlis, сращена с m. peroneus longus.

M. peroneus tertius (s. fibularis tertius), третья малоберцовая мышца (см. рис. 122, 123, *a*, 124),— наиболее мощная в комплексе мышца (около 30—36%, причем у взрослого самца на 6% больше, чем у бизона, тогда как у молодых самцов и самок обеих форм относительный вес этой мышцы более или менее одинаков), лежащая поверхностно на передней стороне голени. Начинается от разгибательной ямки (fossa extensoria) на латеральном надмыщелке бедренной кости общим сухожилием. Проходит в мышечном желобе (sulcus muscularis) большеберцовой кости под длинной малоберцовой мышцей и переходит сперва также в общее брюшко, идущее частично над передней большеберцовой мышцей, а в проксимальной части и под нависающей ее частью (рис. 122). Общее брюшко разделяется на три отдельных головки, поверхностная из которых и представляет третью малоберцовую мышцу. Она переходит в толстое сухожилие, образующее в области скакательного сустава футляр для конечного сухожилия m. tibialis anticus, а затем закрепляется на дорзомедиальной стороне II + III tersale и os canon.

Более глубокие волокна общего брюшка дифференцируются на две головки m. ext. digitorum longus, длинного разгибателя пальцев (см. рис. 122, 123, *a*, 124), который лежит непосредственно на передней поверхности большеберцовой кости. Относительный вес обеих головок, образующих эту мышцу, колеблется от 24,2 до 26% у молодых самцов зубров и их самок, будучи у Мотылька всего 22,4%. У молодого бизона мускул составляет 21,2%, однако у взрослого Кондора достигает 27,3%, т. е., как уже отмечалось, тенденции к изменению относительного веса этой мышцы с возрастом у самцов противоположна у зубров и бизонов. Более медиальная и глубокая головка длинного разгибателя пальцев в области предплюсневого сустава переходит в длинное плоское сухожилие, идущее по всей плюсне к проксимальному концу II фаланги III пальца (поэтому этот мускул называется еще m. ext. digiti tertius proprius, собственный разгибатель III пальца), где к нему на уровне межфалангового сустава с латеральной стороны прикрепляется конечное сухожилие m. interosseus medius, средней межкостной мышцы, проходящее между фалангами с плантарной поверхности, а с медиальной стороны аналогичное сухожилие огибающее палец. Само сухожилие дает также медиальную сухожильную веточку к медиальной стороне проксимального конца копытной фаланги. Более латеральная и поверхностная головка длинного разгибателя пальцев, или собственно m. ext. digitorum longus, в дорзальной половине большеберцовой кости переходит в сухожилие, которое на уровне путового сустава раздваивается (см. рис. 120, *г*) и в виде двух тонких веточек (6×2 мм) идет к прикреплению на processi extensorii копытных (III) фаланг III и IV пальцев. В конечное сухожилие m. ext. digitorum longus перед путовым суставом (до раздвоения) с внутренней стороны вливается сухожилие m. ext. digitorum brevis, короткого разгибателя пальцев (см.

рис. 122, 124), лежащего глубже. Последний начинается двумя головками, между которыми проходит дорзальный пяточный нервно-сосудистый пучок. Латеральная головка начинается сухожилием от проксимального конца таранной кости у самого голеностопного сустава, медиальная — тоненьким сухожилием от медиальной и дорзальной стороны I tarsale. Оба сухожилия переходят в мышечное брюшко, дистально переходящее в уже описанное общее сухожилие, сливающееся с сухожилием длинного разгибателя пальцев.

M. peroneus longus, длинная малоберцовая мышца (см. рис. 117, 122, 124), лежит на латеральной стороне голени. По весу она составляет около 11—12% от общей массы экстензоров стопы и пальцев. Плоское треугольное брюшко этой мышцы начинается от ligamentum collaterale laterale коленного сустава и вместе с ним от латерального надмыщелка бедра (см. рис. 116, *а*), а также от латеральной стороны проксимального конца большеберцовой кости (см. рис. 120, *а, г*), как от condylus lateralis, так и, перекидываясь через мускульный желоб, от латерального выступа tuberositas tibiae, таким образом, частично прикрывая m. peroneus tertius, проходящий в этом желобе. Наиболее передние волокна, перекидывающиеся через желоб, у бизона сращены с началом передней большеберцовой мышцей. На уровне проксимальной трети голени широкое вначале, узкое дистально брюшко переходит в тонкое сухожилие, идущее поверхностно в направлении скакательного сустава между m. peroneus tertius и m. ext. digiti quarti proprius. Вместе с сухожилием последнего мускула проходит в специальном желобке латеральной поверхности блока тибии и os malleolus, будучи окружено синовиальным влагалищем, а затем перебрасывается через сухожилие специального разгибателя IV пальца на латеральную сторону (см. рис. 124, *а*), проходит под коллатеральной латеральной связкой скакательного сустава и по специальному желобу под плантарной связкой стопы к прикреплению на латеральной поверхности I tarsale.

M. ext. digiti quarti proprius (s. peroneus quartus), специальный разгибатель IV пальца (см. рис. 117, 122, 123, *б*, 124),— довольно сильная мышца (20—24,4%), расположенная на латеральной поверхности стопы голени и прикрытая проксимально длинной малоберцовой мышцей. Начинается от коллатеральной латеральной связки колена и латерального мыщелка большеберцовой кости (см. рис. 120, *а*) и от латеральной поверхности сухожильной пластинки (гомолог малоберцовой кости), идущей от capitulum fibulae дистально. Мышечное брюшко в дистальной части голени переходит в плоское широкое (21 мм) сухожилие, проходящее, как сказано выше, вместе с сухожилием длинной малоберцовой мышцы в специальном желобе на латеральной поверхности блока tibia и os malleolus внутри синовиального влагалища. Затем оно проходит под сухожилием длинной малоберцовой мышцы, идет по дорзолатеральному краю плюсны, получая на уровне I фаланги с латеральной стороны сухожилие m. interosseus medius, к прикреплению на дорзолатеральной стороне II фаланги IV пальца.

Сгибатели стопы и пальцев. Эта группа рассматривается нами в составе всего двух мышц, одна из которых состоит из трех головок или самостоятельных мышц, которые составляют всего 3,2—3,7% (только у очень молодого зубра 4,4%) от веса мышц задней конечности, или 25—29% от веса мышц голени и стопы. Однако описанный выше комплекс m. triceps surae также является сильнейшим сгибателем стопы. Таким образом, все мышцы плантарной поверхности голени (без m. popliteus) значительно сильнее мышц экстензорной (передней) поверхности, достигая 6,5—9,5% от веса мышц задних конечностей.

M. plantaris s. fl. digitorum pedis superficialis, подошвенная мышца, или поверхностный сгибатель пальцев, составляет около трети общей массы рассматриваемого комплекса. Он начинается сухожильно от проксимомедиальной части fosa plantaris s. fossa flexoria бедренной кости. В дистальной трети голени брюшко мышцы переходит в сухожилие, расположенное сперва непосредственно под сухожилием трехглавой мышцы голени, затем оно обходит его с латеральной стороны и перемещается на него, т. е. переходит на плантарную сторону. Еще дистальнее оно идет по пяточному бугру, охватывая его немного с боков и образуя как бы желоб для него, и, закрепляясь по обеим его сторонам, идет дальше по плантарной стороне стопы (см. рис. 124, *б*). Перед путовым суставом разделяется на две ветви, которые соединены с соответствующими веточками сухожилий поверхностной части m. interosseus medius. Посередине первых фаланг каждого пальца обе ветви опять делятся, чтобы пропустить соответствующее сухожилие глубокого сгибателя пальцев, и прикрепляются на плантарной стороне проксимальных концов вторых фаланг.

M. fl. digitorum profundus, глубокий сгибатель пальцев (см. рис. 123, 124),— комплекс из трех мышц, кончающихся общим сухожилием, лежащий непосредственно на плантарной поверхности большеберцовой кости. Наиболее поверхностная маленькая головка — m. tibialis posterior, задняя большеберцовая мышца, развита слабо. Она сильно варьирует по величине и степени дифференцировки, составляя всего от 5 до 15% общей массы глубокого сгибателя пальцев. Начинается (см. рис. 121, *б*) от сухожильного зеркала латеральной головки (или m. fl. digitorum fibularis). Однако Свежинский [1962] отмечает отхождение этой мышцы, как и у крупного рогатого скота, от латерального мыщелка большеберцовой кости близ facies poplitea и на мышечных линиях (linea muscularis) тибии. Плоское тонкое брюшко мышцы проксимально сращено m. fl. digitorum fibularis. На полпути оно переходит в сухожилие, которое на уровне скакательного сустава вливается в сухожилие m. fl. digitorum tibialis. Латеральная головка глубокого сгибателя пальцев, или m. digitorum fibularis (m. fl. digitorum pedis longus), начинается от латерального мыщелка тибии и сухожильной пластинки — гомолога малоберцовой кости, лежащей между нею и специальным разгибателем четвертого пальца, и вниз по большей части задней поверхности большеберцовой кости (рис. 120, *б*).

Мышечное брюшко, не доходя до предплюсны, переходит в мощное сухожилие (14×10 *мм*), к которому снаружи (плантарно) прикрепляется

сухожилие m. tibialis posterior. Дальше дистально на уровне заплюсне-плюсневого сустава к нему же изнутри прикрепляется сухожилие третей, медиальной головки глубокого сгибателя пальцев, или m. fl. digitorum tibialis (s. m. fl. hallucis longus), которая начинается от condylus lateralis тибии, по сухожильному зеркалу предыдущей головки и по задней поверхности большеберцовой кости, в проксимальной ее половине между отхождением m. fl. digitorum fibularis и окончанием m. popliteus. Брюшко этой мышцы перед скакательным суставом переходит в сухожилие (10×3,5 мм), которое проходит по желобу держателя таранной кости (sustentaculum tali) и вливается в сухожилие предшествующей головки. Образованное, таким образом, общее сухожилие на уровне путового сустава разделяется на два сухожилия, которые кончаются на копытных фалангах соответствующих пальцев. Они закреплены кольцевидными связками на проксимальном и дистальном концах I фаланг, а также раздвоенными конечными сухожилиями m. plantaris, как описано выше.

M. interosseus medius, средняя межкостная мышца, целиком сухожильная, не имеющая мышечных волокон. Начинается общим сухожилием (22×7 мм) на плантарной стороне проксимального конца os canon и костях предплюсны. Дистально, ближе к концу плюсны, оно подразделяется на четыре ветви. Самая латеральная в свою очередь делится на две веточки, одна из которых переходит на противоположную сторону (переднюю, или дорзальную) и вливается в сухожилие специального разгибателя четвертого пальца, а вторая кончается на латеральной сесамовидной косточке I фаланги IV пальца. Вторая ветвь кончается на медиальной сесамовидной косточке той же фаланги. Третья ветвь кончается на латеральной сесамовидной косточке I фаланги III пальца. От II и III ветвей в межкостное пространство идут сухожильные веточки, сливающиеся друг с другом и выходящие на дорзальную поверхность, где они вновь раздваиваются в сухожилия специальных разгибателей III и IV пальцев. Последняя (IV), наиболее медиальная ветвь раздваивается, одна веточка кончается на медиальной сесамовидной косточке I фаланги III пальца, а вторая выходит на дорзальную поверхность, вливаясь в сухожилие специального разгибателя третьего пальца.

* * *

Приведенное выше описание скелетной мускулатуры зубра является, возможно, наиболее полным по сравнению с тем, что сделано по другим млекопитающим. Однако, помимо детализации описания и уточнения некоторых спорных пунктов, затронутых в работе Свежинского [Świeżynski, 1962], что было первой нашей целью, неожиданно большие и важные результаты были получены при сравнении зубра с бизоном и их возрастных и половых изменений. Неожиданным было, что два очень близких вида, хотя и с разным направлением своей специализации, оказались резко различающимися по ряду как качественных показателей, так

и количественных. Особенно примечательно, что количественные различия, связанные с повышением или, наоборот, понижением относительного веса отдельных мышц и их комплексов с возрастом и увеличением веса животного, фактически оказались качественными, будучи часто противоположными по своему направлению у зубров и бизонов. Конечно, многое мы можем высказать только предположительно. Материал слишком мал, чтобы ряд конкретных цифр, приводимых в тексте и таблицах, мог считаться окончательным. Тем не менее, учитывая малодоступность нашего объекта, трудности с его обработкой и сомнения вообще в возможности значительного увеличения материала по зубрам и тем более по бизонам заставляют нас изложить ясно все же намечаемые тенденции в развитии тех или иных мышц, говорящие о систематических и морфофункциональных различиях между зубрами и бизонами. В начале этой главы уже указывалось, что собственно морфофункциональным различиям и обсуждению их роли в локомоции будет посвящена отдельная глава. Здесь же мы ограничимся констатацией фактов и их дифференциацией, указав, какие различия могут считаться индивидуальными, какие возрастными и половыми и какие могут быть объяснены особенностями передвижения и т. п.

Довольно большая группа мышц оказалась объектом значительных индивидуальных вариаций, в пределы которых у зубра вполне укладываются и бизоны и часто даже и крупный рогатый скот. Особенно часты вариации у мышц, так или иначе связанных с посегментным расположением их начальных (или, наоборот, конечных) мышечных и сухожильных зубцов (mm. splenius, scaleni, obliquus abdominis externus, latissimus dorsi, serratus ventralis). Другая категория различий связана с фрагментацией, например, единого сухожильного отхождения m. depressor labii maxillaris, который может начинаться несколькими сухожильными зубцами, или степенью развития мышечных волокон, т. е. большим или меньшим их числом в каждой мышце (mm. cutaneus frontalis, cutaneus scapulohumeralis, subclavius). Первый из названных мускулов считается, в частности Свежинским [1962], более сильно развитым у зубров по сравнению с крупным рогатым скотом. На самом деле он может быть у зубров и сильно развитым и слабо, т. е. почти не иметь мышечных волокон.

Среди качественных различий зубров и бизонов можно назвать распространение m. cutaneus faciei (pars anterior) вперед у бизонов к m. nasolabialis, тогда как у зубров эта порция идет дорзально к m. orbicularis oculi, отсутствие у бизонов m. cutaneus scapulohumeralis (не исключено, что это может оказаться индивидуальной вариацией, поскольку обнаружено лишь у Кондора; у молодого бизона подкожная мускулатура вообще не была изучена). M. iliocostalis lumborum p. caudalis распространяется каудально по m. longissimus dorsi до маклока, тогда как у зубра его прикрепление ограничено областью последнего ребра. M. iliocostalis lumborum p. cranialis у бизона смещен вперед: начало вплоть до II поясничного позвонка, конец до X—XI ребер, а у зубра

он начинается от IV поясничного позвонка, а кончается на XIII—XIV ребрах; m. semispinalis capitis бизона закреплен на $^3/_4$ затылочного гребня, будучи у зубра ограниченным лишь $^1/_3$ гребня. M. longissimus cervicis у бизона смещен в своем отхождении краниальнее, начинаясь от V—VII шейных и I—VII грудных позвонков, тогда как у зубров только от последних (это можно сопоставить с более передним положением у бизонов холки). Мышечных зубцов, которыми начинается m. obliquus abdominis externus, не более 8, тогда как у зубров их 10—11; в m. rectus femoris у бизона имеется лишь 3 поперечных сухожильных перемычки, а у зубров 5. Здесь отмечены лишь те различия, которые не связаны с соотносительным развитием мышц и не определяются ни возрастом, ни полом.

Возрастные изменения мышц зубров и бизонов тесно связаны с полом, так как общий вес взрослых самцов значительно больше, чем у самок.

Мы не располагаем соответствующими цифрами по общему весу тела, но вес мышц обеих конечностей у относительно молодого Мощника больше, чем у самок большего возраста: в 1,5 раза больше, чем у Рубки, и в 1,6 раза больше, чем у Рогатки. Такое утяжеление самцов с возрастом требует соответствующей перестройки опорно-мышечного аппарата, что и зафиксировано нами при взвешивании отдельных мышц. Усиленного развития некоторых мышц, особенно связанных с шеей, требует у взрослых самцов также необходимость борьбы за свое место в стаде. Учитывая сказанное выше, анализ весовых соотношений мышц пришлось вести дифференцированно: отдельно рассматривать взрослых самцов зубра и бизона и отдельно самок и молодых самцов, причем по большому числу признаков относительно молодой Мощник был близок именно к последней группе, хотя в отдельных случаях приходилось вспоминать, что это все же взрослый самец. Отделив, таким образом, взрослых и «молодых» (включая самок) животных, удалось показать, что молодые зубры и бизоны значительно более сходны друг с другом, чем достигшие полного развития самцы.

Ряд возрастных изменений идет параллельно у обоих видов. Так, увеличивается относительный вес mm. splenius, longissimus atlantis, longissimus capitis, m. rhomboideus, растет общий относительный вес передней конечности, мышц плечевого пояса, разгибателей тазобедренного сустава, разгибателей кисти, стопы и соответствующих им пальцев. Наоборот, уменьшается относительный вес m. longissimus dorsi et lumborum, m. endopectoralis, supraspinatus, общий относительный вес мышц предплечья, особенно сгибателей кисти и пальцев, всей задней конечности, разгибателей коленного сустава. Часть этих изменений сопряжена друг с другом, так как связана с перераспределением мышечных масс внутри определенного комплекса: увеличение m. splenius сопровождается уменьшением m. longissimus dorsi et lumborum, уменьшение удельного веса мышц предплечья связано с резким падением веса сгибателей, не компенсируемым небольшим увеличением веса экстензоров.

Особый интерес представляет соотносительное развитие передних и задних конечностей. С возрастом растет относительный вес первых за счет веса вторых (мы могли учитывать только отношение к их сумме, но не к общему весу всей скелетной мускулатуры). Это приводит к тому, что если у молодых задние конечности несколько сильнее развиты, чем передние (их аллюры связаны с прыжками по более крутой траектории, требующими усиления задних конечностей), то у взрослых, наоборот, передние намного тяжелее задних. Обращение не к относительному весу, а абсолютному весу мышц конечностей показало, что у зубров вес мышц передних конечностей возрос в 2,8 раза (молодой самец — 20 кг, Рогатка — 28, Рубка — 31, Мощник — 47, Мотылек — 66 кг), а задних конечностей только — в 1,8 раза (соответственно по 24, 29, 33, 47 и 44 кг). У бизона это приняло несколько другие формы, вес мышц передних конечностей увеличился в 1,7 раза (26 и 45 кг у молодого самца и Кондора, а задних почти не изменился — 30 и 35 кг соответственно). Однако в обоих случаях у взрослых мышцы задних конечностей составляют около 80% от веса мышц передних конечностей. В передней конечности общий объем мышечной массы концентрируется преимущественно в проксимальных отделах конечности: относительный вес мышц плечевого пояса растет за счет мышц свободной конечности, при этом у бизона происходит перераспределение и внутри последней — относительно увеличиваются мышцы плеча, а мышцы предплечья уменьшаются, тогда как у зубра соотношение этих групп остается более или менее неизменным. В задней конечности такого перераспределения мышечных масс не происходит, лишь у бизона мышцы таза и бедра становятся слегка тяжелее, а мышцы голени и стопы легче. Интересно отметить, что некоторые возрастные изменения противоположны по своему направлению у зубров и бизонов. Часть из этих различий пока не может быть функционально объяснена, например увеличение m. longus capitis при уменьшении m. longus atlantis у зубра при обратном процессе у бизона (при этом усиление последней мышцы сопровождается дополнительным прикреплением к поперечнореберным отросткам II и III шейных позвонков, тогда как у зубров оно ограничено атлантом); ослабление m. serratus dorsalis при увеличении m. scalenus primae costae у зубра (у бизона наоборот).

Непосредственно в связь с особенностями локомоции можно поставить: возрастание относительного веса мышц плечевого пояса зубра, зависящее преимущественно от роста m. rhomboideus и в несколько меньшей степени mm. trapezius и brachiocephalicus, тогда как у бизона в первую очередь возрастают обе последние мышцы, а ромбовидная остается почти неизменной; уменьшение диспропорции между развитием плечевого и локтевого сустава у зубра при возрастании ее у бизона; усиление m. anconeus longus у зубра и ослабление у бизона; наоборот, ослабление mm. supra- и infraspinatus и subscapularis у зубра и усиление двух последних мышц у бизона; ослабление комплекса m. gluteobiceps и m. tensor fasciae latae при усилении m. semitendinosus у зубра в то время как у бизона происходит обратное; уменьшение относительного веса mm. ext. digitorum longus et digiti terti при

увеличении m. fibularis tertius у зубра и, наоборот, увеличение первых при уменьшении третьей малоберцовой мышцы и остальных экстензоров голени (mm. tibialis anterior, peroneus longus, ext. digiti quarti) у бизона.

Очевидно, с локомоцией связаны отличия у зубров от бизонов, которые не зависят от возраста (например, у зубров более сильны m. serratus ventralis, а m. endopectoralis слабее, у бизонов соотношение этих мышц обратное; у зубров разница в развитии двух икроножных мышц значительно больше, чем у бизона, что, возможно, увеличивает вращательный момент, приложенный к задней конечности), или, наоборот, которые проявляются лишь у взрослых самцов (у зубров разгибатели тазобедренного сустава слабее, чем у бизона, а разгибатели коленного сустава сильнее; та же ромбовидная мышца, как отмечалось выше, значительно более развита у зубров).

Литература

Акаевский А. И. Анатомия домашних животных. М.: Колос, 1968.

Гамбарян П. П. Приспособительные особенности органов движения роющих млекопитающих. Ереван: Изд-во АН АрмССР, 1960.

Гамбарян П. П., Рухкян Р. Г. Морфофункциональный анализ мышц конечностей слонов.— Тр. ЗИН АН СССР, 1974, 54.

Гаспарян К. М. Мышцы задних конечностей копытных.— Биол. журн. АН АрмССР, 1967, 20, 12.

Grau H. Das Muskelsystem. Der aktive Bewegungsapparat.— In: Ellenberger-Baum's Handbuch der vergleichenden Anatomie der Haustiere. Berlin, 1943.

Howell A. B. The saltatorial rodents Dipodomys, functional and comparative anatomy of its muscular osseous system.— Proc. Amer. Acad. Arts and Sci., 1932, 67.

Huber E. Evolution of facial musculature and cutaneous field of trigeminus.— Quart. Rev. Biol., 1930, 5.

Martin P., Schauder W. Lehrbuch der Anatomie der Haustieren. Stuttgart, 1938, Bd. 3.

Mörike K. Vergleichende-funktionelle Morphologie der Rumpf-Oberarmmuskulatur der Säugetiere und des Menschen.— Gegenbaurs morphol. Jahrb., 1954, 94, H. 1—2.

Moulin F. de. Die oberflächlichen Rücken- und Halsmuskeln des indischen Büffels und des Zebus.— Anat. Anz. Jena, 1924, 58, N 19/21.

Poleiner R. Der anatomische Aufbau der Extremitäten beim Europäischen Wisent (Bison bonasus L.) in vergleich zum Hausrind.— Diss. Wien, 1932.

Reiser E. Vergleichende Untersuchungen über Skelettmuskulatur von Hirsch, Reh, Schaf und Ziege.— Diss. Bern-Wien, 1903.

Rinker G. C. The comparative myology of the mammalian genera Sigmodon, Oryzomys, Neotoma and Peromyscus (Cricetinae), with remarks on their intergeneric relationships.— Misc. Publ. Mus. Zool. Univ. Mich., 1954, 83.

Świeżynski K. The skeletal musculatural system of the European bison, Bison bonasus (Linnaeus, 1758).— Acta theriol., 1962, 6, N 6.

Zietzschmann O. Die Sinnesorgane, Organa sensuum. B. Das Gleichgewichts- und Gehörorgan, Organon status et auditus, Ohr, Auris.— In: Ellenberger-Baum's Handbuch der vergleichender Anatomie der Haustiere. Berlin, 1943.

Глава четвертая

К биомеханике двигательного аппарата зубра

В литературе, преимущественно популярной, имеется мало сведений о движении зубров и бизонов. Известно, что обитающие в открытых пространствах североамериканских прерий бизоны способны к быстрому бегу (на лошади их догнать трудно) и весьма выносливы. Европейский зубр, сформировавшийся как вид в лесах, отличается способностью к высоким прыжкам, необходимой в лесных местообитаниях. Даже при движении на ровном месте вертикальные перемещения их центра тяжести более выражены, чем у бизонов; визуальные наблюдения показали, что конечности их больше сгибаются, чем у бизонов, больше подтягиваются под брюхо.

Материалы по локомоции зубра и бизона, которыми мы располагаем, к сожалению, также крайне скудны: кадры ускоренной киносъемки (140 кадров в секунду) быстрого бега группы зубров, включенные в научно-популярный фильм «В зубровом питомнике» (Свердловская киностудия, режиссер Н. И. Кучерук) и две фототаблицы из известной работы Майбриджа [Muybridge, 1957, pl. 164, 165], дающие ряд последовательных кадров двух циклов движения бизона разными аллюрами, в первом случае нормальным шагом (по терминологии Суханова [1968]) и во втором — замедленным диагональным галопом [37]. Научной обработки этих материалов до сих пор не проводилось.

Сравнительная характеристика локомоции зубров и бизонов

Во всех доступных для определения кадрах указанного выше кинофильма зубры использовали обычно диагональный галоп в форме, близкой к границе тяжелого и замедленного галопов, когда в естественном цикле, включающем задний и передний толчки с последующим свободным (перекрещенным) полетом, за стадией задней опоры (опоры на обе задние ноги) следовала короткая трехопорная стадия (как в замедленном галопе), сменяемая стадией диагональной опоры, а за последней следовала одноопорная стадия (как в тяжелом галопе), но не трехопорная (рис. 125, 126, *а*). Реже локомоция протекала по формуле тяжелого галопа. Цикл локомоции одного из зубров проходил в форме, очень близкой к полупарному галопу (обе задние конечности действовали почти синхронно), и еще в одном случае, у другого зубра, намечается некоторое приближе-

---

[37] Результат уточнения определения аллюра, идентифицированного ранее [Гамбарян, 1972; рис. 93] с тяжелым галопом.

ние к полупарности. Для биомеханического анализа оказался пригодным лишь один цикл движения зубра, причем вынужденно пришлось взять вторую половину от одного естественного цикла и первую половину от последующего, так как дальше животное несколько изменило направление своего движения по отношению к кинокамере. Этим можно объяснить некоторые особенности выбранного для работы цикла и, в частности, возможно, несколько увеличенную продолжительность опоры ведущей (левой) задней конечности при уменьшенной продолжительности правой передней конечности (обе конечности принадлежат ведущей диагонали) [38]. Продолжительность взятого для работы цикла, исходя из скорости съемки, равна примерно 0,5 с (диапазон изменения продолжительности цикла 0,47—0,52, лишь в случае почти полупарного галопа — 0,40 и приближающегося к полупарному – 0,44, однако при этом расстояние, которое животное проходит за один цикл, практически было такое же, как и при движении с менее учащенной работой конечностей).

Очевидно, в природе зубры способны и к более быстрому движению, чем зафиксировано киносъемкой. И хотя, как известно, биомеханический анализ должен вестись, в первую очередь, по максимально близкой к критической форме бега, требующей наибольших нагрузок на скелет и мускулатуру и соответственно наиболее формообразующей в ходе специализации к каждой разновидности локомоции, мы вынуждены были ограничиться выбранным циклом движения с несколько меньшей скоростью. Если при сравнении с бизоном, передвигающимся с применением близкого аллюра (рис. 127), фактически несколько менее скоростного, судя по опорному графику (см. рис. 126, *б*), но с меньшей продолжительностью цикла (около 0,43 с), в биомеханике зубра обнаруживаются заметные отличия, то следует ожидать, что они скорее более затушеваны, чем преувеличены, тем более что в обоих случаях движение происходило в равных условиях (открытое место).

Сравнение опорных графиков зубра и бизона (см. рис. 126) показывает, что их аллюр почти идентичен. Незначительные различия между замедленным галопом бизона и движением на грани замедленного и тяжелого галопов зубра не могут определять биомеханических различий в их локомоции. Можно лишь предположить (материал, особенно по бизону, мал), что ускорение движения у бизона связано в первую очередь с учащением движения конечностей, а не с изменением соотношения опора — перенос каждой конечности и, следовательно, не с переходом от сравнительно медленной формы аллюра к более быстрой (выше указывалось, что менее скоростной форме аллюра бизона соответствует меньшая, а не большая продолжительность цикла, чем у зубра).

Первое, что обращает внимание в опорном графике бизона — значительно большая (в 1,5 раза) продолжительность опоры правой передней

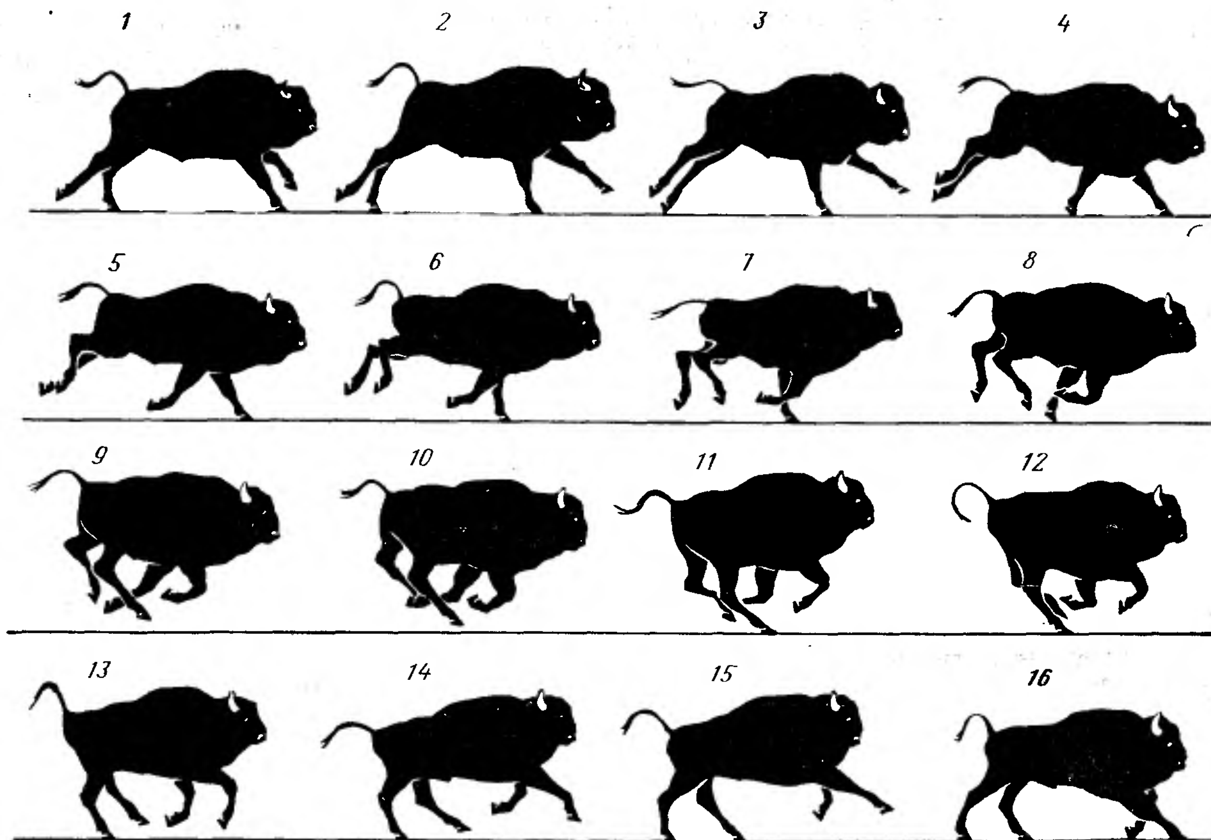
[38] Т. е. диагонали, которой принадлежит принимающая на себя всю тяжесть животного при приземлении первая вступающая в контакт с субстратом задняя конечность и последняя отталкивающаяся от земли перед свободным полетом передняя конечность.

конечности сравнительно с опорой левой задней (ведущая диагональ) при обратном, но более сглаженном различии в работе конечностей второй диагонали. У зубра в обеих диагоналях, но особенно в ведущей (уже говорилось о возможной искусственности этого), явен примат задних конечностей над передними. Анализ остальных материалов показывает, что это соотношение может у зубров меняться, опора обеих конечностей в диагонали уравнивается или даже передняя получает преимущество, но в последнем случае никогда различия не становятся такими наглядными. Это может свидетельствовать о различии в роли передних и задних конечностей у зубров и бизонов: у первых большую роль в связи с повышенной способностью к прыжкам играет задний толчок, а у бизона, с его стремлением к более равномерному бегу с меньшими вертикальными колебаниями в траектории — передний толчок.

Заметно различие в движении зубров и бизонов, касающееся постановки конечностей на землю в момент приземления и отрыва (табл. 26). Угол приземления задних конечностей у зубра меньше, чем у бизона,

Рис. 125. Галоп зубра по данным ускоренной киносъемки

140 кадр/сек; изображен каждый 4-й кадр; цикл состоит из 17 последовательных изображений, первый из них опущен. Ведущую роль в движении данного зубра играют конечности другой диагонали, чем у бизона с рис. 127. Для удобства сравнения на рис. 126 график цикла зубра перевернут, как если бы правые конечности были левыми и наоборот



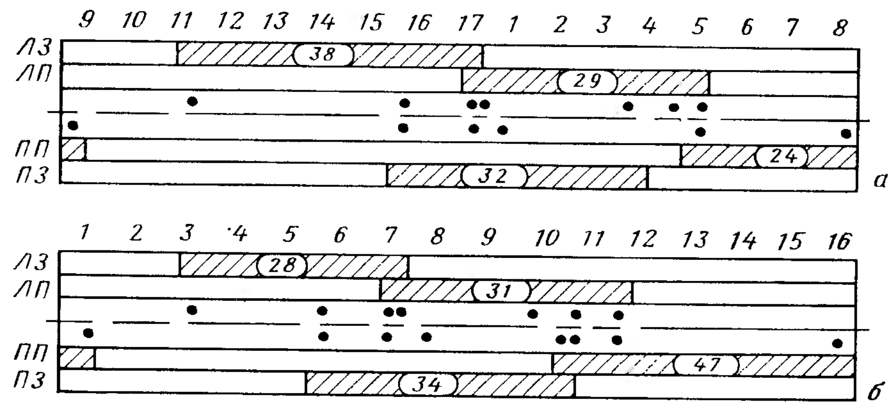


Рис. 126. Опорные графики галопа зубра (а) и бизона (б)

Цифры показывают положение соответствующих моментов циклов, изображенных на рис. 125 и 127. Здесь и на рис. 128 *ЛЗ* и *ЛП* —левые задняя и передняя конечности, *ПЗ* и *ПП* —правые задняя и передняя конечности

Рис. 127. Галоп бизона (цикл из 16 кадров; по Майбриджу)

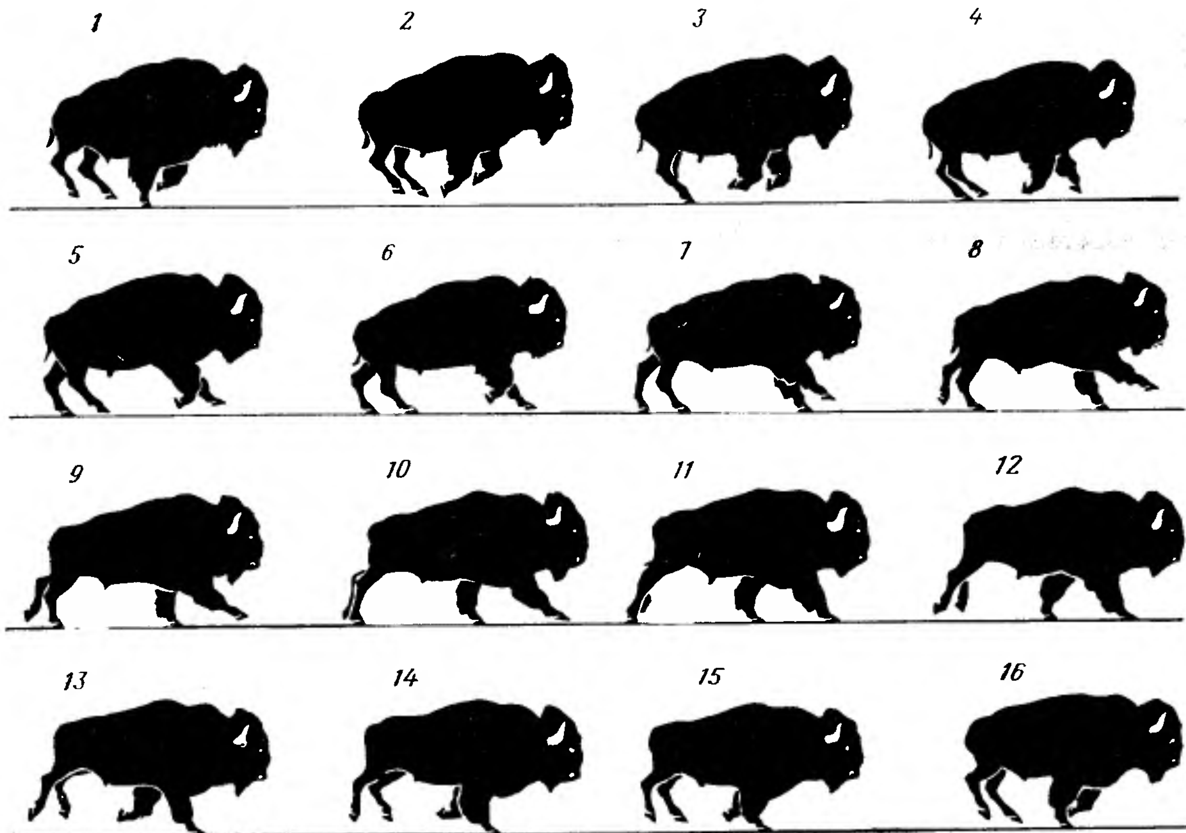


Таблица 26. Углы приземления и отрыва задних конечностей и их размах у зубров и бизона (в градусах)

Вид	Угол		Размах
	приземления	отрыва	
1	58/54 *	129/127	79/73
2	67/48	125/120	58/72
3	63/57	121/118	58/61
4	61/57	124/120	63/63
5	61/50	117/126	58/76
6	57/57	124/120	67/63
Бизон	65/67	104/109	39/45

* В знаменателе указаны данные по неведущей конечности.

Таблица 27. Величина углов и размах движения (в градусах) в суставах задних конечностей при галопе зубра и бизона

Сустав	Зубр			Бизон		
	угол		размах	угол		размах
	минимальный	максимальный		минимальный	максимальный	
Тазобедренный	140/135 *	60/70	80/65	130/140	100/100	30/40
Коленный	155/150	55/65	100/85	140/160	90/110	50/50
Голеностопный	170/160	65/65	105/95	160/140	105/100	55/40

* В знаменателе указаны данные по неведущей конечности.

а угол отрыва больше, т. е. размах движений, определяемый углом между функциональными осями конечностей (линии, соединяющие тазобедренный сустав с точками опоры), у бизона явно меньше (видимо, бо́льшая частота движений конечностей бизона должна компенсировать меньший размах).

Размах движений конечностей в конечном счете является результатом размаха движений в каждом суставе конечностей. Соответствующие углы (табл. 27) определены на основании врисовок скелета в увеличенный контур двигающихся животных, изображенных на рис. 125 и 127. Это допустимо ввиду перемещения конечностей копытных фактически в строго парасагиттальной плоскости. Полученные схемы позволяют не только определить углы, но и судить о ходе удлинения и сокращения отдельных мышц на протяжении цикла бега, т. е. об их работе и роли в движении каждого сегмента конечностей (метод изложен подробнее в работе Гамбаряна и Рухкяна [1974]). К сожалению, трудность восстановления

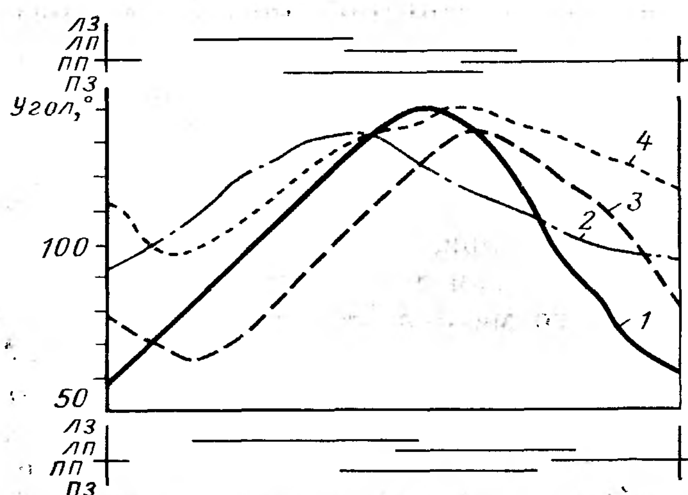


Рис. 128. Изменение углов в тазобедренном суставе на протяжении цикла галопа

1 — ведущая конечность зубра;
2 — то же бизона;
3 — неведущая конечность зубра;
з — то же бизона

Вдоль оси абсцисс приведены опорные графики бизона (вверху) и зубра (внизу)

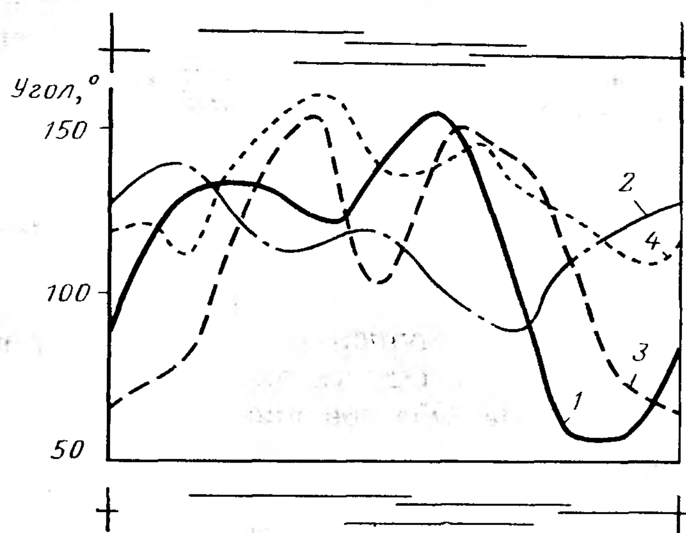


Рис. 129. Изменение углов в коленном суставе на протяжении цикла галопа

Обозначения те же, что и на рис. 128.

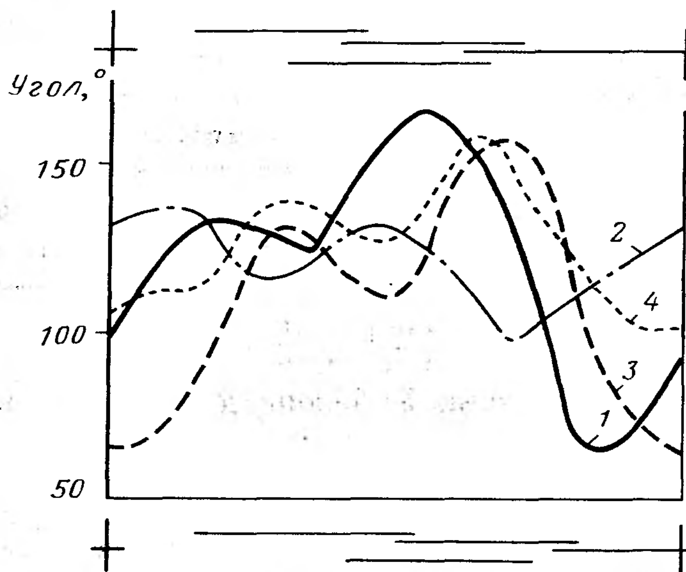


Рис. 130. Изменение углов в голеностопном суставе на протяжении цикла галопа

Обозначения те же, что и на рис. 128

истинного положения лопатки и смещения плечевого сустава относительно туловища не позволяет оценить изменения углов в суставах передних конечностей, и о функции их скелета и мышц приходится судить в некотором приближении.

Результаты измерений углов в суставах задних конечностей представлены на графиках (рис. 128—130), которые дополнены опорными графиками циклов, позволяя, таким образом, соотносить величину углов с определенными моментами в цикле локомоции. Первый вывод из предложенного материала — размах движений во всех суставах зубра значительно больше, чем у бизона (см. табл. 26), причем ведущая конечность работает с большим размахом, тогда как у бизона разница в работе обеих задних конечностей незначительная.

Ведущая конечность зубра (см. рис. 128) в тазобедренном суставе разгибается на протяжении всей фазы опоры, окончание которой совпадает с началом сгибания и выносом конечности вперед. Сгибание кончается еще до окончания фазы переноса. Неведущая конечность, повторяя те же движения, отстает от ведущей на некоторый промежуток времени, не совпадающий, однако, с интервалом между соответствующими фазами опоры, определенным по их началу, середине или концу. Фактически аналогичные движения обеих задних конечностей больше сближены во времени, чем этого требует опорный график, в результате чего сгибание в тазобедренном суставе неведущей конечности начинается задолго до конца опоры, а кончается в середине фазы переноса. Конечность как бы торопится за ведущей и не выполняет в полной мере свою пропульсивную функцию, осуществляемую только в фазе опоры. Иначе обстоит дело у бизона. Обе конечности работают в точном соответствии с опорным графиком, как и ведущая конечность зубра, т. е. у бизона противопоставление ведущей и неведущей конечностей по их функциональной роли менее выражено, чем у зубра.

В коленном суставе ведущей конечности зубра (рис. 129) конец фазы опоры совпадает с началом сгибания, которое кончается уже в начале второй половины фазы переноса: конечность снова начинает выпрямляться, готовясь к вступлению в контакт с субстратом, которое вызывает сразу же за приземлением амортизирующее сгибание в колене в уступающем режиме, вскоре опять сменяющееся разгибанием, требующимся для пропульсии (на графике это выражено двумя пиками в цикле, тогда как для тазобедренного сустава характерна кривая с одним пиком). Сгибательно-разгибательные движения в коленном суставе неведущей конечности зубра опять опережают потребности опоры: пропульсивное разгибание кончается до конца опоры, а амортизирующее сгибание начинается еще до преземления. У бизона движение в коленном суставе обеих конечностей почти одинаково и совпадает с опорой, как это было и в случае с тазобедренным суставом. Однако есть важное отличие от работы ведущей конечности зубра. Если у последнего амортизационное сгибание по своему размаху заметно уступает последующему пропульсивному разгибанию, то у бизона, наоборот, в обеих конечностях уровень разгибания в

колене до приземления явно меньше аналогичного угла к его концу, что, бесспорно, говорит о меньшей пропульсивной роли задних конечностей бизона сравнительно с ведущей конечностью зубра.

В голеностопном суставе ведущей конечности зубра (рис. 130) характер движений по существу сходен с тем, что происходит в коленном суставе. С концом фазы опоры начинается дорзальная флексия (разгибание) голеностопа, которая в начале второй половины фазы переноса сменяется вентральной флексией (сгибание), продолжающейся до приземления, когда происходит сперва амортизационное разгибание в уступающем режиме, а затем мощное пропульсивное сгибание (второй пик больше первого). Неведущая конечность также работает с опережением опорного графика. Начало разгибания голеностопа еще до конца опоры означает неактивное участие стопы в пропульсии. Как и следовало ожидать, обе конечности бизона в голеностопном суставе работают одинаково, в соответствии с графиком.

Суммируя углы каждого сустава на одном графике (рис. 131), мы получаем возможность оценить как степень распрямления и сгибания каждой задней конечности в ходе локомоторного цикла, так и динамику этого распрямления. Большая амплитуда изменения кривых, относящихся к зубру, характеризует значительно бо́льшую, чем у бизона, способность поднимать конечность над субстратом во время фазы переноса, а больший рост участка суммарной кривой, соответствующего фазе опоры, у зубра свидетельствует о бо́льших вертикальных перемещениях центра тяжести.

Путь, проходимый животным за время одного цикла, складывается, если судить по следовой дорожке, из четырех отрезков: 1) заднего шага, т. е. расстояния между следами обеих задних конечностей; 2) расстояния между следами неведущей задней и диагональной от нее передней (условно можно назвать шагом конечностей неведущей диагонали); 3) переднего шага, т. е. расстояния между следами передних конечностей; 4) расстояния между следующими одним за другим следами ведущих передней и задней конечностей. Однако из сравнения следовых дорожек двух зубров, из которых один использовал полупарный галоп, а другой шел на грани замедленного и тяжелого галопа (рис. 132), следует интересный вывод: величина заднего шага не влияет на общее расстояние, проходимое зубром за один цикл. Вместо этого решающее значение имеет расстояние между следами ведущей задней конечности и передней той же стороны, которое может возрастать пропорционально относительному росту в цикле интервала между моментами опускания этих конечностей на субстрат, что во многом зависит от степени вытянутости вперед задней конечности во время касания (малый угол приземления) и размаха движения этой конечности (полное использование этого размаха осуществимо лишь в тяжелом галопе, где отрыв задней в паре конечности совершается до приземления передней конечности той же стороны). Ощутимую прибавку в расстоянии может дать передний шаг, величина которого определяется углом шага (определение его в передних конечностях затруднено), т. е. в конечном счете размахом передних

конечностей. Расстояние, проходимое в свободном полете, пропорционально силам отталкивания, создаваемым всеми четырьмя конечностями, хотя ведущую роль в полете играет толчок все же передних конечностей.

Усиление роли задних конечностей в локомоции зубра сравнительно с бизоном, больший размах движений конечностей (большие углы шага и движений в суставах) при большей их длине неминуемо должны привести и к большим вертикальным перемещениям центра тяжести. К сожалению, наши материалы не позволяют определить амплитуду этого пе-

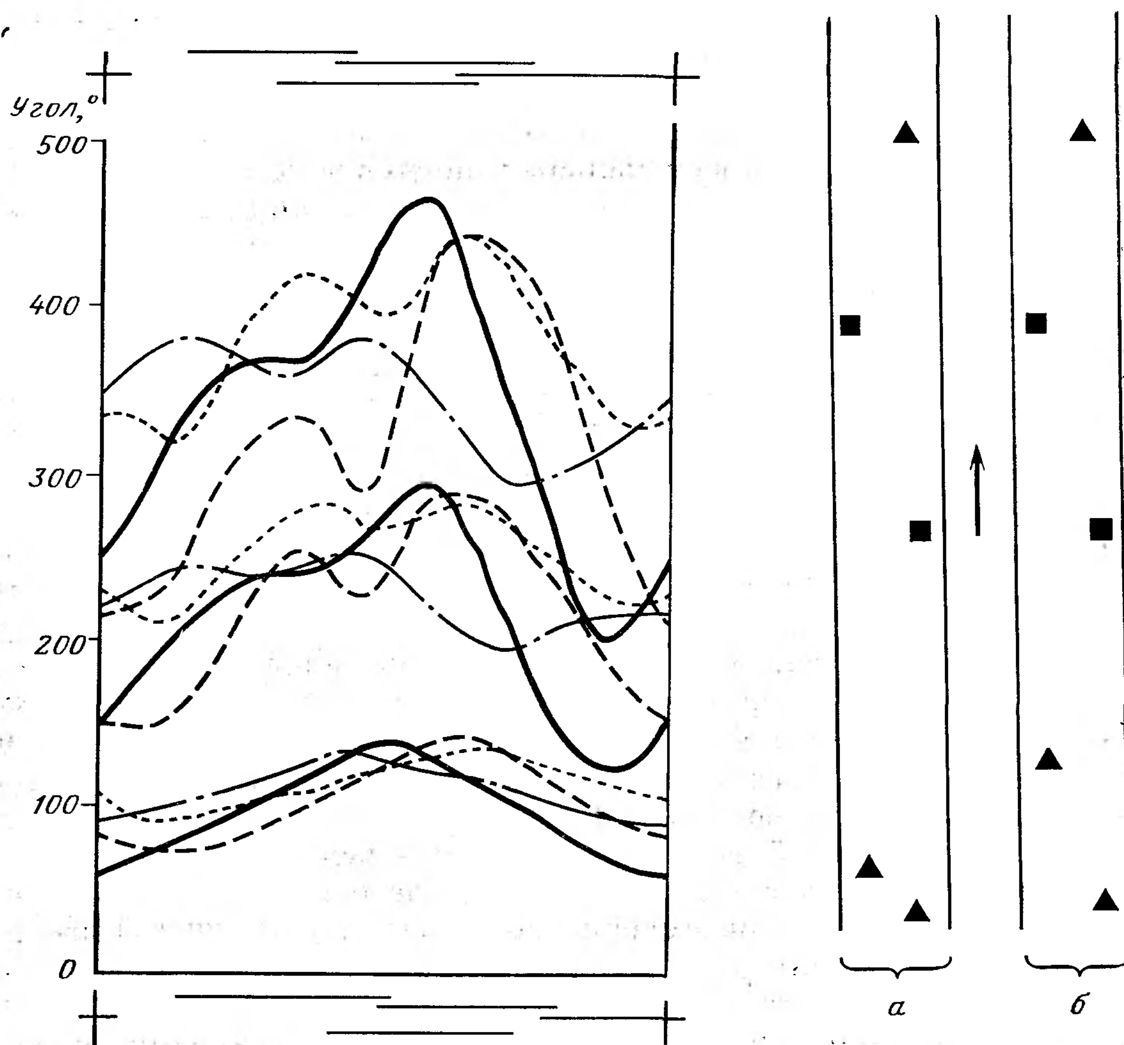
Рис. 131. Степень распрямления и сгибания задних конечностей (по сумме углов в 3 основных суставах) на протяжении цикла галопа

Нижняя серия кривых соответствует тазобедренному суставу; средняя — сумме углов тазобедренного и коленного суставов; верхняя — сумме всех 3 углов.

Обозначения те же, что и на рис. 128

Рис. 132. Следовые дорожки двух зубров, двигающихся почти полупарным галопом (а) и на грани замедленного и тяжелого галопа (б)

Квадратиками обозначены — передние и треугольниками — задние конечности



ремещения в ходе цикла. Все сказанное выше позволяет говорить о различной специализации в пределах единой для крупных копытных полутяжелой формы бега [Гамбарян, 1972] у зубра и бизона в направлении приобретения у первого черт, характерных для прыжково-скоростной формы бега, а у второго — для скоростной формы, что соответствует их природным местообитаниям. Как жители лесных биотопов зубры должны были приспосабливаться к преодолению препятствий во время бега, что и достигается бóльшими вертикальными перемещениями, бóльшим подтягиванием конечностей во время переноса (так, бедро у зубра может составить с горизонталью угол всего в 30° во время протракции и почти такой же при ретракции, а у бизона 42° при протракции и близкий к 90° при ретракции). Возрастание роли передних конечностей и выравнивание пропульсивной роли обеих задних конечностей у бизона также свидетельствует о более плавном, исключающем в ходе бега преодоление препятствий движений. Резкая дифференциация ведущей [39] и неведущей конечностей, а фактически ведущей диагонали и неведущей, так как диагональная от ведущей задней передняя конечность также имеет бóльшую роль в локомоции, что доказывает хотя бы бóльшая продолжительность стадии опоры на нее (см. рис. 185), и сближение во времени работы обеих задних конечностей, что приводит к концентрации их толчковых усилий и бóльшему противопоставлению пропульсивных задних и амортизирующих передних конечностей,— все подтверждает большую роль прыжков в локомоции зубра.

Некоторые особенности биомеханики скелета

В целом скелет изучен намного полнее, чем мускулатура. Отмечены возрастные изменения [Koch, 1932, 1934—1935], половой диморфизм, в особенности позвоночника [Juško, 1953; Roskosz, 1963], дано сравнение скелета Bos с Bison [Olsen, 1960; Бибикова, 1958], зубра с бизоном [Allen, 1876; Соколов, 1971; Решетов, 1974]. Однако функциональный анализ ограничивался в лучшем случае высказываниями отдельных авторов о функциональном значении особенностей скелета зубра и бизона. Мы тоже ограничимся рассмотрением лишь двух сторон биомеханики скелета, коснувшись смысла развития особой формы органа жесткости у рода Bison и соотношения сегментов конечностей как вопросов, более тесно связанных с мускулатурой и локомоцией.

Выше (см. главу III) было установлено, что в отличие от большинства крупных копытных и, в частности, от близкого рода Bos у зубра и бизона отсутствует надостистая связка, т. е. классический орган жестко-

[39] Следует отметить, что здесь мы термином «ведущая» подчеркиваем роль конечности в локомоции, тогда как обычно так называют конечность, последней в паре (передней или задней) отрывающейся от земли [Суханов, 1968], или реже — первую опускающуюся конечность [Гамбарян, 1972].

сти, крайне необходимый копытным в связи с их дорзостабильным способом бега [Гамбарян, 1972]. У копытных увеличены остистые отростки; дорзальные концы их соединены фиброзной (малорастяжимой) надостистой связкой и образуют ферму жесткости [Бровар, 1935, 1940], противодействующую дорзальному выгибу (кифозу) позвоночного столба, к которому его вынуждает реактивная сила, передаваемая на позвоночник толчком приземлившихся передних конечностей по цепи: конечность — лопатка — m. serratus ventralis — ребра — позвоночник. Эта система представлена балками сжатия (остистые отростки) и балкой растяжения (надостистой связкой). Жесткость такой фермы повышается с удлинением отростков и утолщением надостистой связки, препятствующей их расхождению при выгибе позвоночника. У большинства копытных эффективность системы достигается при сравнительно незначительной длине остистых отростков (например, у Bos сравнительно с животными с дорзомобильным способом бега), но сильном развитии надостистой связи. Без органа жесткости, как правило, смогли обойтись лишь мелкие копытные (трагулиды, мелкие олени и т. п.). У зубра и бизона отсутствие органа жесткости компенсировано значительным удлинением остистых отростков, которые, однако, короче у зубра, чем у бизона [Решетов, 1974], и развитием в межостистом пространстве межостистых мышц (mm. interspinales) в виде мышечных треугольников, прикрепленных широким основанием на остистом отростке одного позвонка, а вершиной, переходящей в тонкое сухожилие, к отростку смежного позвонка. Ряд таких треугольников оказывается вставленным один в другой (см. рис. 100). Хорошо развитые в передней части грудного отдела, они постепенно ослабляются каудально и даже подвергаются сухожильному перерождению. В таких условиях удлинение остистых отростков у рода Bison можно рассматривать как способ увеличения жесткости спины, так как короткие мышечные брюшки mm. interspinales сильно ограничивают возможность относительных экскурсов смежных позвонков, сохраняя в то же время преимущества активного амортизирующего действия этих мышц.

У зубра с повышением способности к прыжкам и с большей амортизационной ролью передних конечностей, т. е. дающих больший вертикальный компонент реактивных сил, прикладываемых к позвоночнику, оказалось полезнее несколько подчеркнуть амортизационные возможности mm. interspinales некоторым уменьшением длины остистых отростков сравнительно с таковыми бизона. Одновременно более крутая траектория прыжков у зубра создает область уменьшенной флексии позвоночника, что вызывает резкий перепад длины остистых отростков в области X—XII грудных позвонков, тогда как у бизонов остистые отростки укорачиваются постепенно к началу поясничного отдела. Таким образом, при некотором различии в строении позвоночника зубра и бизона, связанном с их локомоцией, в целом у рода Bison жесткость спины достигается иным путем, чем у Bos и других Bovidae.

У зубра наиболее длинный остистый отросток у III грудного позвонка, а у бизона у I. Последнее можно связать с относительно более тяже-

Таблица 28. Относительная длина некоторых костей конечностей и их поясов (в процентах к длине туловищного отдела позвоночного столба)

Кость	Зубр ($n=25$)					Бизон ($n=4$)					
	M	Min	Max	σ	m	M	Min	Max	σ	m	W
Лопатка	33,1	30,8	34,8	1,01	0,20	34,6	32,7	35,7	1,34	0,67	2,14
Плечевая	23,7	21,3	25,7	0,88	0,18	21,4	20,9	21,9	0,42	0,24	7,66
Лучевая	23,5	22,1	24,7	0,85	0,17	21,1	20,0	21,5	0,72	0,36	6,00
Пястная	14,5	13,7	15,7	0,62	0,12	13,2	12,7	13,7	0,41	0,20	5,40
Подвздошная	21,4	20,1	23,0	0,90	0,19	19,6	18,7	20,9	0,96	0,48	1,37
Седалищная	17,4	16,4	18,0	0,61	0,13	16,4	15,6	16,9	0,62	0,31	3,16
Бедренная	29,5	27,7	31,6	1,10	0,22	25,9	24,9	26,9	0,99	0,49	6,80
Голень	30,1	28,1	33,8	1,34	0,27	25,9	24,9	27,2	0,98	0,46	7,94
Плюсна	17,3	16,4	18,2	0,32	0,76	15,3	15,0	16,0	0,46	0,23	8,30

лой головой и передней частью тела у бизона [Заблоцкий, 1960, 1968]. Такое смещение вперед центра тяжести влечет за собой более переднее направление реактивного толчка, вызывающего дорзальный выгиб спины, и соответственно смещение вперед компенсирующего механизма в виде удлиненного остистого отростка.

Конечности зубра, как и все их сегменты, длиннее, чем у бизона (табл. 28,) [40], что, по мнению некоторых авторов (Соколов, 1971), противоречит их образу жизни, так как у обитателей открытых ровных пространств якобы должно происходить удлинение конечностей в качестве приспособления к быстрому бегу. Исходя из этой точки зрения, бóльшая коротконогость бизона требует признания его вообще неспособным к скоростному бегу, что противоречит фактам. К тому же было уже показано [Гамбарян, 1972], что специализация в быстром беге в таких местообитаниях идет иным путем. У обитателей лесных биотопов конечности длиннее, чем у скоростных обитателей открытых пространств. Так, лесные олени более длинноноги, чем житель тундр — выносливый и способный к скоростному бегу северный олень. Скоростные и выносливые сайга и дзерен имеют относительно более короткие конечности, чем житель кустарниковых местообитаний — джейран. Так, гну более коротконоги, чем лесные куду, и т. п. Таким образом, коротконогость бизонов сравнительно с их лесным родичем зубром не исключение, а правило. Чем длиннее конечности, тем выше положение центра тяжести, тем больше

[40] В таблице величина сегментов соотнесена с суммарной длиной грудного и поясничного отделов позвоночного столба, которая в наибольшей степени соответствует механической оси туловища; длина оси должна определяться как расстояние от тазобедренного сустава до центра тяжести. Материалы таблицы представлены В. Ю. Решетовым.

вертикальная составляющая силы, передаваемой туловищу конечностями при толчке. Выше, при анализе бега зубра и бизона, уже говорилось, что обитателю лесов, приспособленному к бегу с препятствиями — зубру выгодно иметь более выраженную вертикальную составляющую толчка, чем бизону, особым достоинством которого должно быть движение с минимальными вертикальными перемещениями, уменьшающими скорость и выносливость и лишними при беге по ровному месту.

Функциональный анализ мускулатуры задних конечностей

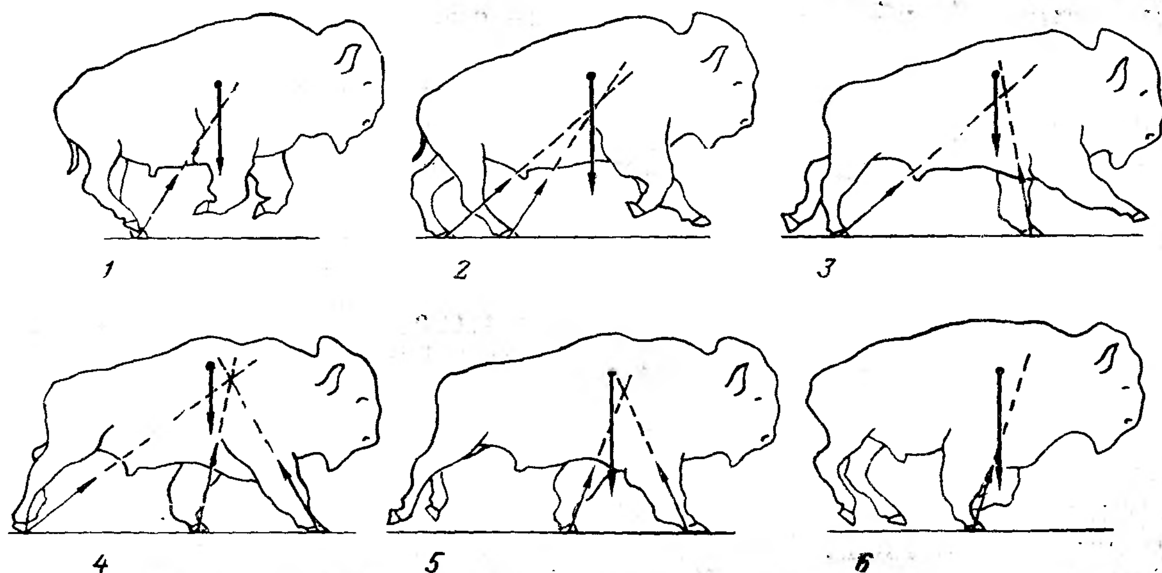
Значительные различия в мускулатуре зубра и бизона, зачастую нарастающие с возрастом и зависящие от пола, и их взаимосвязи с различиями в самом их движении требуют внимательного анализа. Поскольку по чисто методическим причинам задние конечности оказались в более выгодном положении перед передними, что позволило применить для их изучения специальные методы, обсуждение работы мышц в ходе локомоции мы вынуждены начать именно с них. Как уже отмечалось, исходным материалом послужили покадровые схемы с врисованным скелетом, на которых были нанесены точки прикрепления основных мышц. Сопоставление схем с локомоторным циклом позволило судить о динамике сокращения и растяжения мышц, что свидетельствует об условиях их работы, но не о происходящих в них процессах (растягивание мышцы может происходить при активном его торможении — уступающий режим или под действием внешних факторов в виде других мышц при его расслаблении; то же относится и к сокращению).

Ответ на этот вопрос может дать изучение электрической активности мышц (метод вряд ли когда-либо будет применен к зубру), который сам по себе, однако, тоже односторонен, так как активная работа мышцы не означает еще, что ее возбуждение вызывает определенное механическое действие, диктуемое ее топографическим положением относительно какого-либо сустава. Единственное животное, на котором одновременно были использованы оба метода,— кошка [Гамбарян и др., 1970]. Здесь мы вынуждены опираться на эти данные, учитывая, однако, что полная аналогия невозможна, тем более, что периоды электрической активности в некоторых мышцах кошки могут изменять свое положение в цикле в зависимости от движения разными аллюрами (шаг, галоп). Еще одно ограничение в использованном нами методе — определение относительной величины изменения длины мышц (определяется в процентах к минимальной длине), линия действия которых проходит близко к центру вращения рычага, несет возможность большой ошибки из-за малой амплитуды сокращения и растяжения. Для мышц, прикрепление одного из концов которых не может быть строго фиксировано (волокна, переходя в сухожилие, кончаются на фасции, на другой мышце и т. п.), приходится вводить ряд поправок (например, вычитать длину фасции по линии тяги мышцы

из полученной из исходных схем длины отрезка, принимаемого за показатель какого-либо определенного мускула). В некоторых случаях величина определенного таким образом относительного растяжения мышцы превышает реальные возможности мышц, что, как правило, свидетельствует о подвижной фиксации мускульного окончания и перемещения ее вдоль тяги мышцы, что завышает истинную величину сокращения мышечных волокон. О функции ряда мышц приходится судить, исходя из их топографии (метод, имеющий давнюю историю, но далеко еще не исчерпавший себя). Следует лишь оговорить, что обычно в анатомии за функцию мышцы принимается ее возможное действие в освобожденной конечности, применительно к нашим условиям — в фазе переноса, которая не совпадает с истинной функцией в локомоции (в пропульсии, т. е. в фазе опоры конечности), когда мышца наиболее нагружена и работает в условиях, как раз определяющих ее приспособительную эволюцию.

Пропульсивная и амортизационная роль конечностей в локомоции. Задние конечности расположены относительно общего центра тяжести в таком положении, что направление их действия проходит ниже и спереди от него как в момент касания конечности с субстратом, так и при ее отрыве (рис. 133, *1—4*). При этом направление действия задних конечностей составляет с горизонталью угол всегда меньше 40°. Таким образом, горизонтальный компонент их сил всегда превышает вертикальный, а поскольку вертикаль из центра тяжести всегда проецируется впереди от опоры задних конечностей, их роль как основных пропульсивных органов животного бесспорна. Тем не менее, как уже было показано (см. рис. 129, 130), в коленном и голеностопном суставах в начале фазы

Рис. 133. Положение центра тяжести зубра относительно точек опоры передних и задних конечностей в цикле локомоции



опоры задние конечности работают в уступающем режиме, свидетельствующем также об их роли как амортизаторов, хотя и более второстепенной по сравнению с пропульсивной ролью.

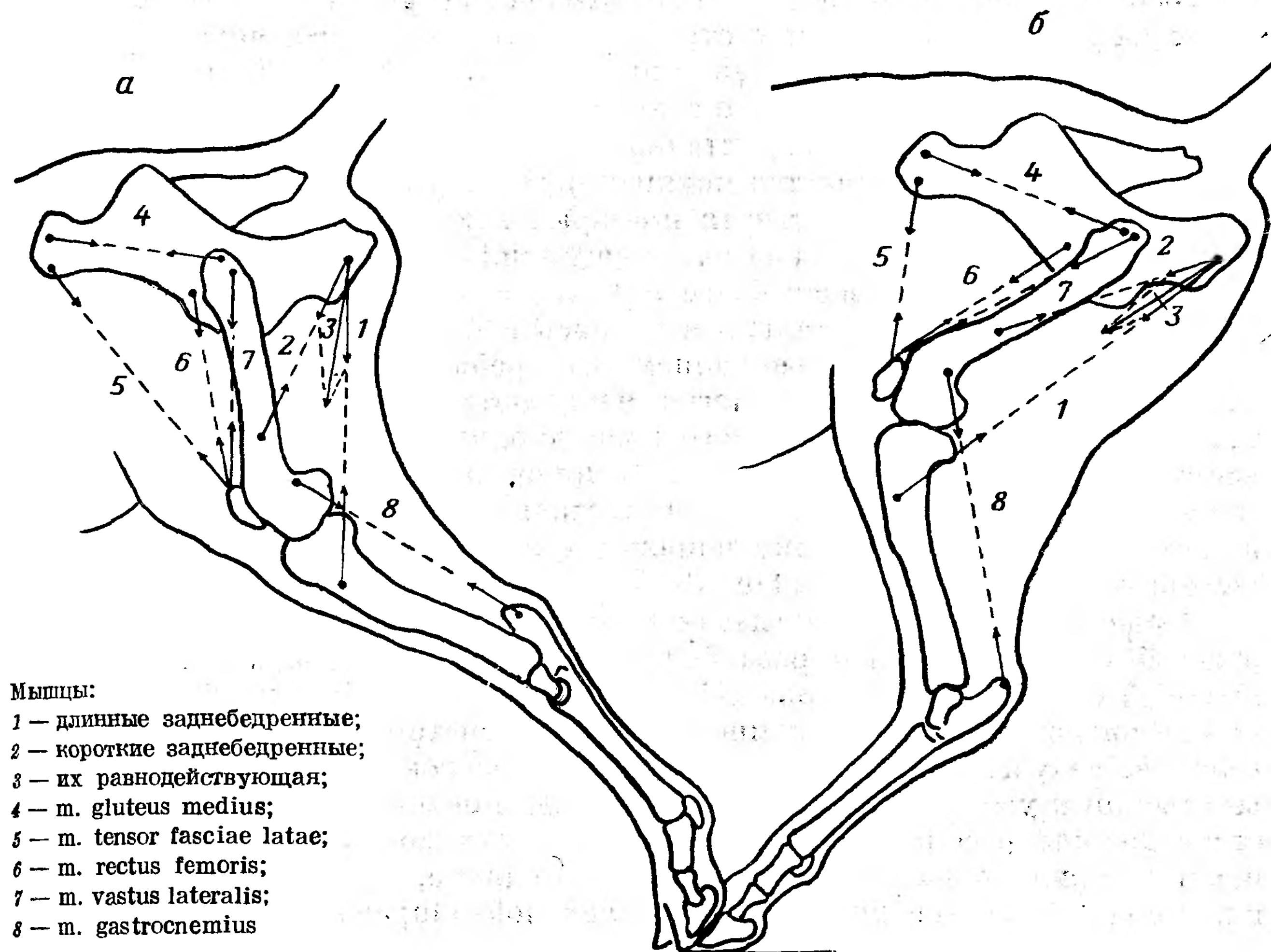
Передние конечности занимают иное положение относительно центра тяжести. Их точки опоры большую часть фазы опоры лежат впереди от линии действия центра тяжести (рис. 133, *3—5*), и лишь к ее концу он перемещается вперед от опоры (рис. 133, *в*). Таким образом, при приземлении реактивная сила толчка передних конечностей образует два компонента — небольшой горизонтальный, тормозящий движение животного вперед, и большой вертикальный, выполняющий как амортизационную функцию, так и пропульсивную, так как действует в дополнение к вертикальным силам, развиваемым при активном выпрямлении передних конечностей, меняющим направление передвижения центра тяжести животного, полученное в результате действия задних конечностей — с движения вперед и вниз, на движение вперед и вверх, что позволяет животному полностью оторваться от земли в стадии перекрещенного полета (рис. 125, стадия 9 и рис. 127, стадия 2). Таким образом, несомненное повышение амортизационной роли передних конечностей сравнительно с задними вследствие их положения относительно центра тяжести не препятствует их активности как органов пропульсии. Значительный горизонтальный компонент сил, направленный вперед и имеющий явную пропульсивную роль, создается также в результате действия мышц, активно протягивающих туловище вперед между передними конечностями, использующимися как опора (см. ниже). Выше уже отмечалось, что у бизона пропульсивная роль задних конечностей ослаблена по сравнению с зубром, что, видимо, требует увеличения пропульсивной роли передних конечностей.

Работа мышц задних конечностей в фазе опоры. В фазе опоры конечность распрямляется в результате разгибания в тазобедренном суставе (ретракция бедра), разгибания в коленном суставе и вентральной флексии стопы (сгибание в голеностопном суставе). Таким образом, мышцы, вызывающие эти действия: разгибатели тазобедренного сустава (mm. gluteus superficialis, biceps anterior et posterior, tensor fasciae latae, gracilis anterior et posterior, gluteus medius et minimus, semitendinosus et semimembranosus), разгибатели коленного сустава (m. quadriceps femoris) и сгибатели голеностопного сустава (m. gastrocnemius) (рис. 134),— обеспечивают пропульсивный толчок туловищу, и поэтому они сильнее развиты, чем остальные мышцы задних конечностей, среди которых следует различать сгибатель тазобедренного сустава (m. iliopsoas), разгибатель голеностопного сустава (m. tibialis anterior) и мышцы — фиксаторы суставов (mm. rectus femoris, piriformis, obturator externus, pectineus в тазобедренном, popliteus в коленном). Часть мышц действует комплексно, выступая как единая система с общей функцией, несмотря на то, что отдельные составляющие комплекс части по своему топографическому положению и собственной специфической функции могут служить антагонистами всему комплексу. Лучшим таким примером служит комплекс

m. gluteobicips et tensor fasciae latae, разобранный ниже. Другой комплекс составляют обе стройные мышцы.

Разгибание в тазобедренном суставе и мышцы, его выполняющие. Разгибанию в тазобедренном суставе противодействует вес животного. Поскольку рычагом этого сопротивления служит расстояние от общего центра тяжести, помещающегося у зубра примерно на уровне III—IV, а у бизона — I—II грудных позвонков, до центра вращения в суставе, намного большее, чем рычаг приложения силы разгибателей тазобедренного сустава (от сустава до начала мышц на подвздошной кости или на седалищной кости), то сила этих мышц должна быть очень велика. Тем более, что необходимость удерживать переднюю половину туловища в воздухе при приземлении на задние конечности (см. рис. 133, *2*) требует одновременной работы мышц — разгибателей спины, выступающих в некотором роде антагонистами разгибателей тазобедренного сустава, работая на их растяжение при вращении таза относительно головки бедра. Однако вследствие этого разгибатели тазобедренного сустава входят как

Рис. 134. Схема действия основных мышц задних конечностей зубра в начале (а) и конце фазы опоры (б)



вспомогательный элемент в сложную систему трансформации действия разгибателей спины в силу, приложенную к конечностям, реакция на которую вызывает пропульсию, вернее, определенную долю общей силы пропульсии, основной компонент которой создает активная работа в первую очередь именно разгибателей тазобедренного сустава.

Все это делает понятным тот факт, что общий вес разгибателей тазобедренного сустава составляет 59—66% веса всех мышц задних конечностей, а направление их действия на рычаги близко к наиболее эффективному (почти под прямым углом). Значительное увеличение веса самцов зубров и бизонов с возрастом (и особенно утяжеление передней половины их туловища) также требует увеличения мощности разгибателей тазобедренного сустава, вес которых у обеих форм возрастает на 5%. При этом следует отметить, что суммарный вес разгибателей взрослого бизона (Кондор) значительно больше, чем у зубра (Мотылек),— факт, который станет понятным в ходе более детального анализа работы каждой мышцы, входящей в группу разгибателей тазобедренного сустава.

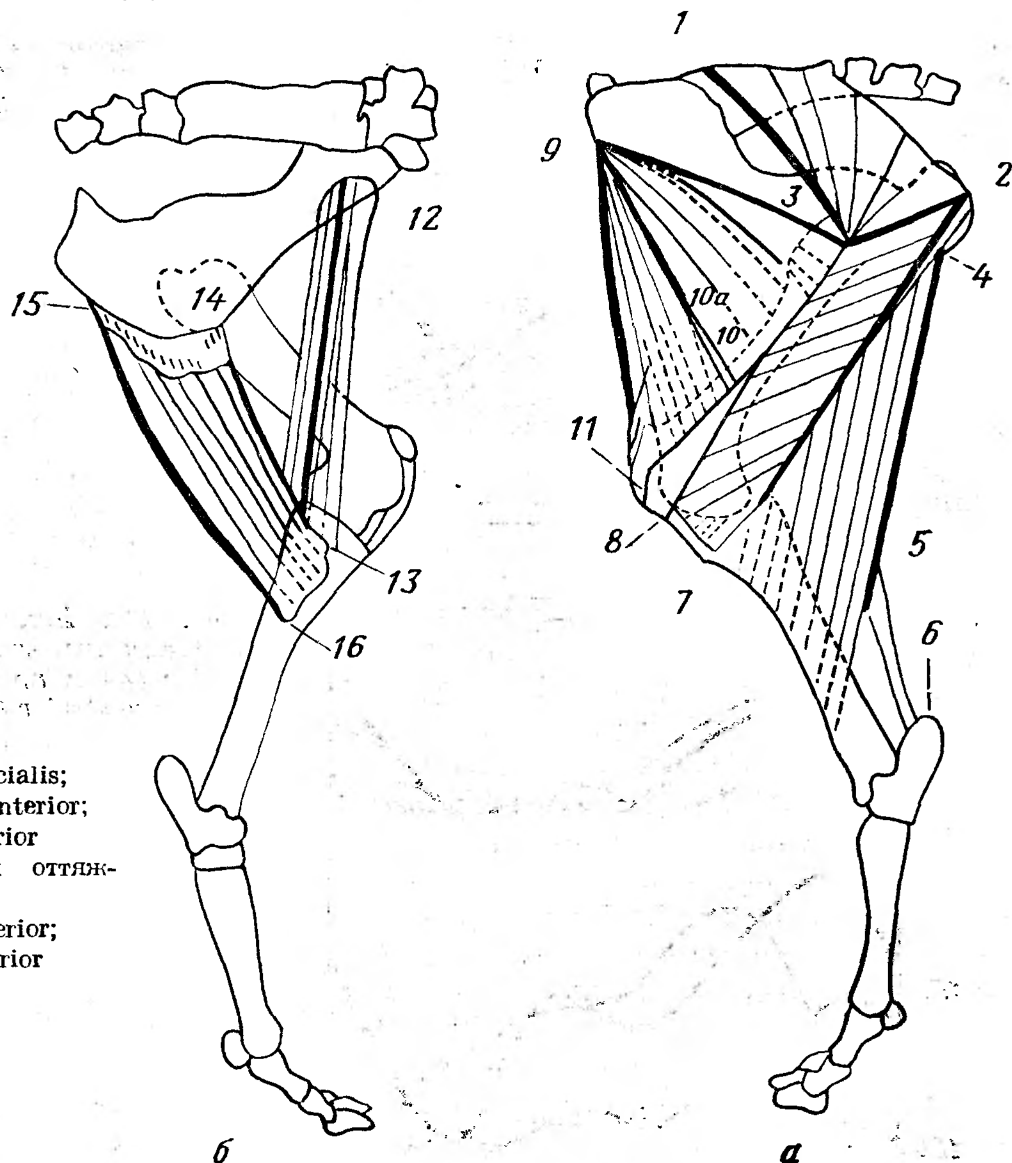
Комплекс mm. gluteobiceps et tensor fasciae latae. Как выше было отмечено (глава III), поверхностная ягодичная, передняя и задняя двуглавые мышцы и напрягатель широкой фасции бедра у зубра и бизона, как и у всех копытных, образуют единую систему, причем три первые мышцы вообще сращены. Часть, соответствующая m. gluteus superficialis, начинается широко от остистых отростков крестцовых позвонков, крестцово-седалищной связки и седалищного бугра (рис. 135, *1—2*), а дистально конвергирует к началу переднего сухожилия m. biceps anterior (*3*), которое идет, постепенно утолщаясь, дистально в направлении, совпадающем с направлением бедра, и кончается мощным фиброзным сухожилием на коленной чашке и начальной четверти прямой связки колена. Заднее сухожилие m. biceps anterior начинается от седалищного бугра и шероховатости седалищной кости (*2*), идет более или менее параллельно переднему сухожилию, истончаясь дистально и теряясь в конце концов в дистальном апоневрозе m. biceps, закрепленном на гребне большеберцовой кости (*5—7*). Волокна m. biceps posterior начинаются от этого сухожилия (от точки *4*). От их дистокаудального края отходит сухожильная оттяжка к верхушке пяточной кости (*5—6*). Волокна m. biceps anterior идут от заднего сухожилия косо вперед и дистально к переднему сухожилию, к которому спереди подходит широкая фасция бедра — дистальное продолжение m. tensor fasciae latae (*3—9—11*).

Поскольку передняя двуглавая мышца по весу в 2 раза больше наружной ягодичной и в 4 раза больше задней двуглавой и напрягателя широкой фасции бедра (глава III, табл. 3), резонно заключить, что именно она является основным компонентом всей системы. Косое направление волокон, ведущее к возрастанию физиологического поперечника и соответственно к увеличению мощности мышцы, приводит к тому, что ее действие должно рассматриваться как сумма двух компонентов: силы, перпендикулярной к направлению обоих сухожилий, стремящейся сблизить их, и силы более вертикальной, параллельной направлению бедра, дейст-

вующей на разгибание тазобедренного сустава. Переднее сухожилие тянется вверх, а чем выше, тем меньше волокон на него действует и тем меньше сила, прикладываемая к нему. В связи с этим оно тонко в проксимальном направлении и сильно утолщено дистально. В заднем сухожилии действуют обратные условия, и оно значительно сильнее проксимально. Успешное действие m. biceps anterior на разгибание тазобедренного сустава возможно лишь при противодействии сближению обоих сухожилий, с одной стороны, напрягателя широкой фасции бедра, а с другой — задней двуглавой мышцы.

Взаимодействие мышц комплекса легче понять, проследив динамику изменения их длины в ходе цикла. Анализ возможен при допущении,

Рис. 135. Схема строения комплексов mm. gluteobiceps+tensor fasciae latae (а) и mm. gracilis anterior et posterior (б)



Мышцы:
1—3 — gluteus superficialis;
2, 3, 7, 8 — m. biceps anterior;
4, 5, 7 — biceps posterior
5—6 — сухожильная оттяжка;
12—13 — gracilis anterior;
13—16 — gracilis posterior

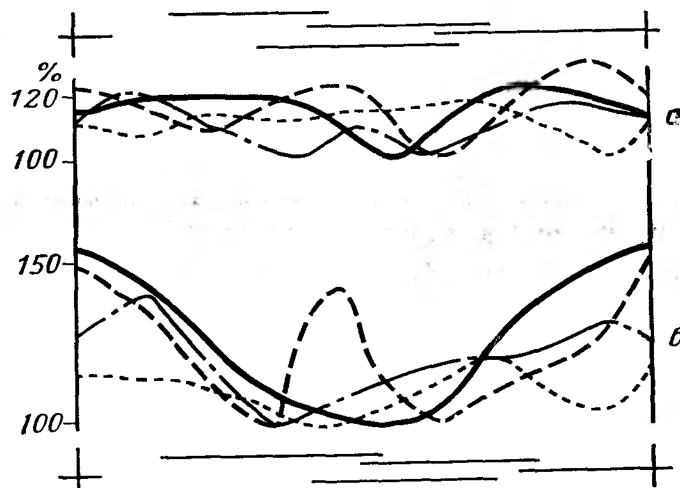


Рис. 136. Изменение длины переднего (а) и заднего (б) края m. gluteus superficialis

Обозначения те же, что и на рис. 128

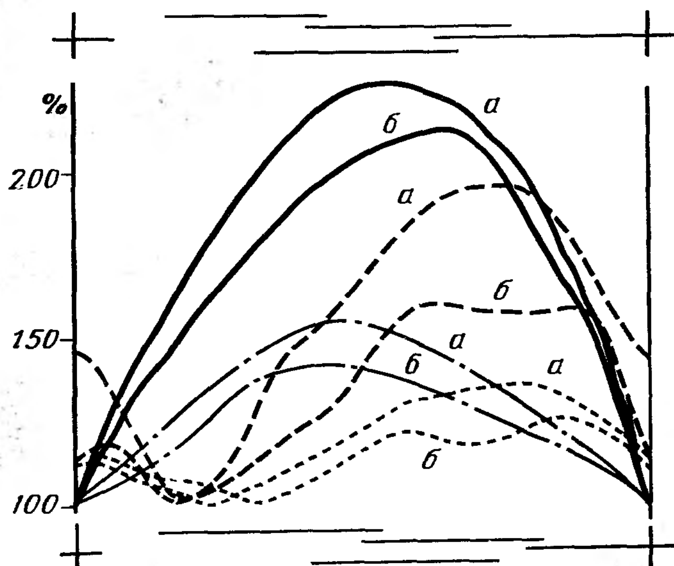


Рис. 137. Изменение длины средних волокон (а) и переднего края (б) m. tensor fasciae latae

Обозначения те же, что и на рис. 128

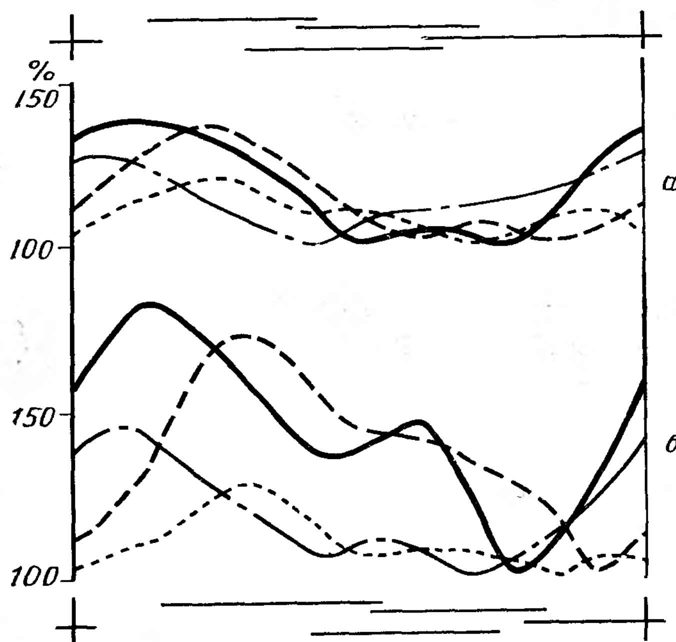


Рис. 138. Изменение длины по заднему сухожилию m. biceps anterior (а) и по заднему краю m. biceps posterior (б)

Обозначения те же, что и на рис. 128

что как сухожилия, так и фасция бедра нерастяжимы, т. е. изменения расстояния между двумя точками приложения сил есть исключительно функция сокращения или удлинения мышечных волокон. Второе допущение — что переднее сухожилие передней двуглавой мышцы всегда направлено вдоль бедра.

Переднее сухожилие m. biceps anterior (см. рис. 135, 3—8) находится под воздействием сразу трех мышц. Поверхностная ягодичная мышца поддерживает его в натянутом положении, так как ее сокращение тянет проксимальный конец сухожилия вверх. В ведущей конечности зубра длина m. gluteus superficialis на протяжении всей фазы опоры сокращается (рис. 136), что особенно заметно по заднему краю мышцы (см. рис. 135, *2—3*) и в меньшей степени по переднему (см. рис. 135, *1—3*). В неведущей конечности интенсивное сокращение наблюдается только в первой половине фазы опоры, затем начинается ее удлинение, в чем отражается уже отмеченная выше особенность работы этой конечности, заключающаяся в опережении опорного графика. В результате удлинение мышцы начинается еще до конца опоры. Исходя из топографии мышцы и ограниченности ее возможных функций, следует признать, что сокращение ее длины, наблюдаемое нами, совершается активно, что совпадает со временем активного разгибания тазобедренного сустава. У бизона амплитуда сокращения мышцы меньше, чем у зубра, в соответствии с меньшим размахом движений конечностей. Сокращение в ведущей конечности близко к наблюдаемому в аналогичной конечности зубра. Характер кривой для неведущей конечности не совсем ясен.

Натяжение переднего сухожилия m. biceps anterior, столь важное для работы последнего, еще не гарантирует сохранения неизменным его положения относительно бедра. Противодействие силам, стремящимся оттянуть сухожилие назад, берет на себя напрягатель широкой фасции бедра, который в других условиях (в фазе переноса) сгибает тазобедренный сустав. На протяжении всей фазы опоры в обеих задних конечностях зубра и бизона напрягатель широкой фасции бедра растягивается, а с окончанием опоры начинает сокращаться (рис. 137). На кошке было показано, однако, что начало электрической активности этой мышцы не совпадает с концом опоры, а захватывает равным образом и конец фазы опоры и начало фазы переноса [Гамбарян и др., 1970], т. е. удлинение напрягателя широкой фасции бедра в конце опоры происходит в уступающем режиме, что приводит к возникновению силы, препятствующей переднему сухожилию смещаться назад, тогда как в начале переноса активное сокращение мышцы способствует сгибанию тазобедренного сустава (протракция конечности). Обращает внимание очень большая амплитуда изменения длины мышечных волокон (в 2 и более раза), причем больше она в средней части мышцы (см. рис. 135, *9—10а*), чем по ее переднему краю (*9—11*), где волокна значительно длиннее, что можно связать с большей тонкостью широкой фасции бедра именно в середине, т. е. большей способностью ее к растяжению в данном месте. Истинная величина сокращения мышцы, видимо, также завышена за счет растяги-

вания фасции m. rectus femoris, к которой крепятся дистальные волокна напрягателя широкой фасции бедра. Возможно, что и само переднее сухожилие m. biceps anterior несколько поддается вперед.

Сила всего комплекса, направленная на разгибание тазобедренного сустава, видимо, передается по заднему сухожилию m. biceps anterior. Эта сила слагается в результате активной работы двух синергистов — обеих двуглавых мышц бедра, которые, судя по кошке, возбуждаются одновременно. Однако значение m. biceps posterior выходит за рамки участия в разгибании тазобедренного сустава в фазе опоры и сгибания колена в фазе переноса. Эта мышца оттягивает также заднее сухожилие назад, препятствуя его сближению с передним сухожилием. У зубра и бизона задний край m. biceps posterior (см. рис. 135, *4—5*) в ходе опоры сокращается в длину (рис. 138, *б*), причем максимум сокращения приходится на первую половину фазы, во время уступающего сгибания коленного сустава (см. рис. 129), тогда как к концу опоры укорочение приостанавливается и сменяется в ведущей конечности зубра удлинением и опять резким сокращением в переносе, вызывающем сгибание конечности в коленном суставе. В неведущей конечности зубра пика увеличения длины в конце опоры и самом начале переноса не наблюдается. В соответствии с необычной амплитудой пропульсивного (второго) пика разгибания коленного сустава у бизона у ведущей его конечности растяжение заднего края двуглавой задней мышцы перемещено за пределы фазы опоры и более сглажено по крутизне кривой (см. рис. 138, *б*). У обеих форм максимальное растяжение мышцы приходится на время непосредственно перед фазой опоры. У кошки в связи с более ранним началом разгибания колена задняя двуглавая мышца с самого начала опоры начинает растягиваться, т. е. в отличие от зубра и бизона она работает у нее в уступающем режиме. Передний край задней двуглавой мышцы, т. е. линия заднего сухожилия (см. рис. 135, *4—7*) изменяет свою длину синхронно с задним краем, хотя его амплитуда, естественно, меньше (рис. 138, *а*).

Влияние оттяжки (см. рис. 135, *5—6*) на работу задней двуглавой мышцы незначительно. Оно заключается лишь в небольшом удлинении заднего края мышцы, уменьшающем степень сокращения и дающем мышце возможность работать в оптимальном режиме: было показано, что как сокращение, так и удлинение мышцы за пределы 30% первоначальной длины вызывает резкое сокращение ее мощности [Hill, 1948].

Наиболее существенное отличие зубров и бизонов в отношении комплекса mm. gluteobiceps et tensor fasciae latae — разница в длине рычага приложения силы, действующей на разгибание тазобедренного сустава. У бизона прикрепление заднего сухожилия значительно ближе к центру вращения сустава, так же как короче и сама седалищная кость (табл. 28). Таким образом, для бизона характерен рычаг скорости (выигрыш в скорости — проигрыш в силе), а для зубра — рычаг силы. Это вызывает необходимость резкого усиления мышц комплекса у бизона для равной с зубром работы конечностей. Уже в молодом возрасте у бизонов относи-

тельный суммарный вес мышц комплекса превышает таковой не только молодых зубров, но и взрослого самца (Мотылек). С возрастом эта разница еще больше увеличивается. У Кондора прирост достигает 13%, а у Мотылька — всего 0,5%.

Комплекс mm. gracilis anterior et posterior. В отличие от предшествующего комплекса разгибателей тазобедренного сустава, расположенного на латеральной стороне, этот комплекс более простой и состоит всего из двух — передней и задней тонких мышц, занимая медиальное положение. По своему весу m. gracilis posterior примерно втрое превышает m. gracilis anterior. Он работает на разгибание тазобедренного сустава, причем основная тяга проходит по заднему его краю, волокна которого не только наиболее удалены от центра вращения в суставе (т. е. рычаг увеличен), но и сильно утолщены проксимально. Наоборот, дистально утолщен передний край мышцы, где к нему прикреплен m. gracilis anterior.

В ведущей конечности зубра задний край мышцы (см. рис. 135, *15—16*) резко сокращается в первой половине фазы опоры (рис. 139, *в, 1*). В это время мышца обслуживает разгибание тазобедренного сустава, затем сокращение замедляется (кривая более пологая), но в конце первой трети переноса опять усиливается (мышца участвует в сгибании коленного сустава). В неведущей конечности происходит примерно то же, но максимальное растяжение (верхний пик) несколько больше опережает начало фазы опоры, чем в ведущей. Однако максимальный пик отстоит от минимального на меньшее расстояние, т. е. сокращение мышцы в неведущей конечности протекает в более быстром темпе, чем в ведущей. В обеих конечностях смена интенсивного сгибания более замедленным приходится на момент, предшествующий прохождению функциональной оси конечности через вертикаль.

Передний край задней тонкой мышцы (см. рис. 135, *14—13*) совершает сходные экскурсии на графике (см. рис. 136, *в, 2*), но их амплитуда меньше.

У бизона сокращение задней тонкой мышцы (см. рис. 139, *а*) проходит равномерно на протяжении всей фазы опоры и практически не наблюдается сокращения мышцы в начале фазы переноса, что, возможно, связано с меньшей амплитудой сгибания колена у бизона (см. рис. 129).

Передняя тонкая мышца морфологически объединена в своем дистальном конце с задней, что внушает мысль о их едином функционировании. Тем более, для кошки было показано, что во время работы m. gracilis posterior m. sartorius — аналог передней стройной мышцы — также электрически активен. Однако в это же время она удлиняется (см. рис. 139, *б*), т. е. работает в ином режиме, чем задняя тонкая мышца. Уступающий режим работы передней тонкой мышцы позволяет думать о каким-то еще не совсем понятном влиянии ее на деятельность задней тонкой мышцы. Возможно, что у зубра она, натягивая передний край задней тонкой мышцы, сглаживает отмеченные выше перепады в сокращении последней. Интересно, что у бизона, где эти перепады не выражены, передняя тонкая мышца слабее развита, чем у зубра (см. главу III).

В фазе переноса передняя тонкая мышца сгибает тазобедренный сустав: максимальное его сокращение падает на середину или последнюю треть переноса.

Остальные разгибатели тазобедренного сустава. Полусухожильная мышца, последняя из длинных заднебедренных мышц, также является разгибателем тазобедренного сустава. Ее сила приложена к самому каудальному краю седалищной кости, т. е. ее рычаг является силовым (выигрыш в силе — проигрыш в скорости). Как уже сказано, такой характер рычагов характерен для зубра в связи с повышенной потребностью в более крутой траектории движения центра тяжести. С этим связано увеличение с возрастом у зубра относительного веса именно m. semitendinosus (табл. 25 в гл. III) при ослаблении комплекса m. gluteobiceps et tensor fasciae latae, тогда как у бизона происходит обратное — последний получает явное преимущество. В целом общая мощность длинных заднебедренных разгибателей тазобедренного сустава возрастает с возмужанием и у зубра и у бизона, однако у последнего в большей степени, чем у первого (равные возможности к движению с повышенной скоростью требуют особого усиления мышц, если при этом необходимо сохранить рычаги скоростного типа).

Полусухожильная мышца, как у зубра, так и у бизона сокращается на протяжении всей фазы опоры (рис. 140, *б*), лишь к концу темп сокращения несколько падает, чтобы у зубра ближе к концу первой трети или четверти переноса (в ведущей и неведущей конечностях соответственно) начать опять более интенсивно сокращаться, вызывая сгибание коленного сустава, как это было и с задней тонкой мышцей. У бизона соответствующие кривые с момента окончания опоры начинают или сразу подниматься (для ведущей конечности, что означает удлинение мышцы сначала под влиянием разгибания в тазобедренном суставе, а ближе к концу переноса — разгибание колена перед постановкой конечности на субстрат), или продолжают сохраняться долго на одном уровне (для неведущей конечности). Это опять же связано с малой амплитудой сгибания коленного сустава в фазе переноса у бизона.

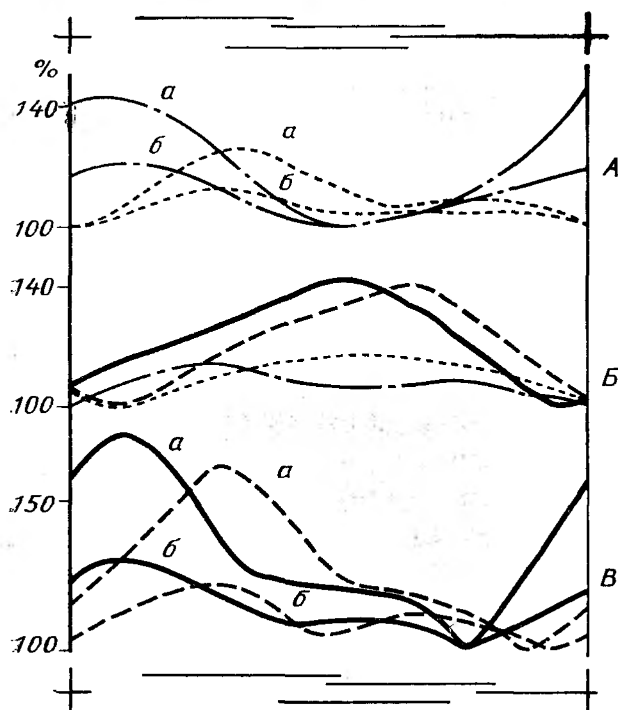


Рис. 139. Изменение длины заднего края (а) и переднего края (б) m. gracilis posterior у бизона (А) и зубра (В) и m. gracilis anterior (Б)

Обозначения те же, что на рис. 128

Вместе с длинными заднебедренными мышцами в разгибании тазобедренного сустава играют немалую роль две ягодичные — средняя и глубокая (поверхностная уже была рассмотрена нами) и короткие заднебедренные мышцы.

Ягодичные мышцы, о которых мы судим по изменению длины волокон, начинающихся 1) на переднем крае подвздошной кости, 2) от середины крестцово-седалищной связки (m. gluteus medius) и 3) от тела подвздошной кости (m. gluteus minimus), в ходе фазы опоры сокращаются (рис. 141). Начало удлинения совпадает с началом переноса. Амплитуда изменения длины мышц значительно меньше у бизона, чем у зубра.

M. semimembranosus состоит из двух частей. Меньшая m. semimembranosus posterior крепится на большеберцовой кости, т. е. должна была бы рассматриваться вместе с длинными заднебедренными мышцами. Однако эта часть в начале полностью сращена с большой передней частью (m. semimembranosus anterior), которая кончается на бедре и, очевидно, функционирует вместе с нею, что и подтверждает рис. 142, так как вершины всех пиков соответствующих конечностей совпадают по времени.

Обе полуперепончатые мышцы в ведущей конечности зубра в ходе опоры сокращаются, достигая минимума длины к началу переноса. У неведущей конечности удлинение мышцы начинается еще до конца фазы опоры (до начала последней ее четверти). Соответственно и начало сокращения мышцы больше опережает опорный график, чем в ведущей конечности. У бизона, как и обычно, нет противопоставления ведущей и неведущей конечностей, и начало удлинения m. semimembranosus у него совпадает в обеих конечностях с началом переноса. График (см. рис. 142, *а*) также показывает, что прикрепленная на голени часть полуперепончатой мышцы не участвует в сгибании колена в фазе переноса.

На деятельность полуперепончатой мышцы оказывает большое влияние одноименная мышца противоположной стороны, поскольку проксимально они на треть своей длины сращены друг с другом по средней линии. Вследствие этого в начале сокращения мускула ведущей конечности мышца противоположной стороны, т. е. неведущей конечности, продолжает еще удлиняться, т. е. первая способствует удлинению второй. Однако с началом фазы опоры первой из них сокращаются уже обе мышцы одновременно, фиксируя их проксимальный конец. Удлинение мышцы ведущей конечности начинается еще до конца сокращения мышцы второй стороны, которая растягивает первую, видимо, доводя ее длину до того минимального предела, когда мышца работает еще в полную силу (чрезмерное сокращение, как и растяжение, мышцы подсказывает необычно большая амплитуда изменения длины переднего края m. semimebranosus anterior, превышающая 20% минимальной длины). Такое взаимное подтягивание, видимо, способствует работе каждой мышцы, что и вызвало их сращение.

M. adducitor femoris (см. рис. 140, *а*) работает аналогично переднему краю передней полуперепончатой мышцы (см. рис. 142, *в*), но последняя, как более выгодно расположенная среди коротких заднебедренных

разгибателей бедра, развита значительно сильнее и составляет около $^2/_3$ веса всей группы (см. табл. 25 в главе III).

Мышцы, фиксирующие и сгибающие тазобедренный сустав. К коротким заднебедренным мышцам обычно относят также квадратную бедра, гребешковую, запирательные и близнечные мышцы. Они, по-видимому,

Рис. 140. Изменение длины m. adductor femoris (А) и m. semitendinosus (Б)

Обозначения те же, что и на рис. 128

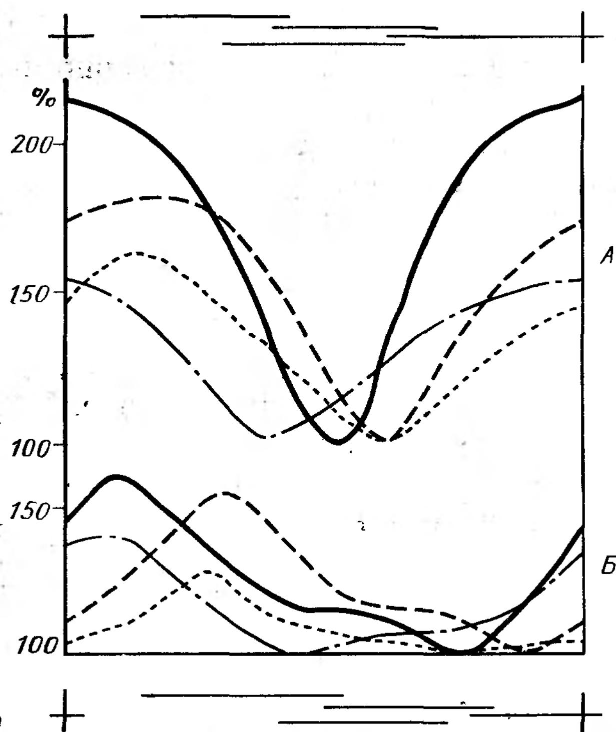
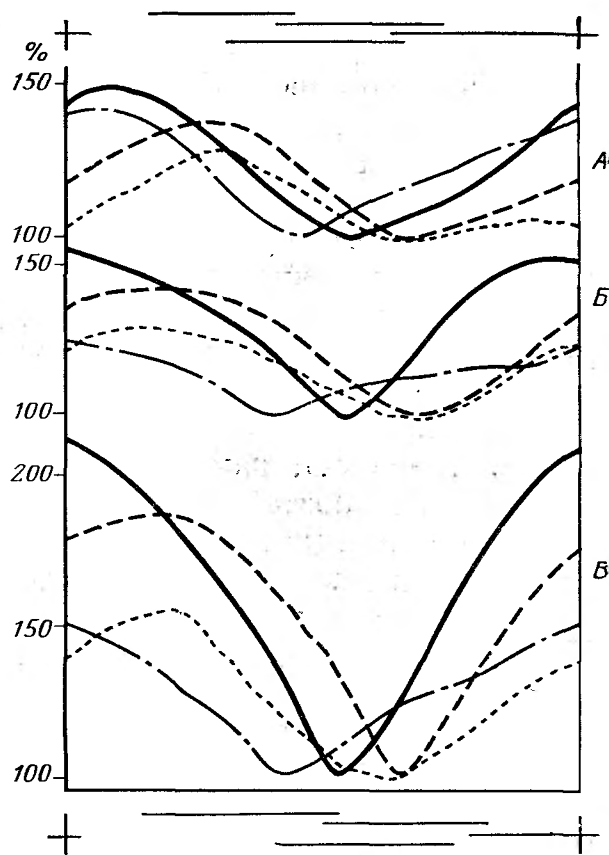


Рис. 142. Изменение длины m. semimembranosus posterior (А) и заднего (Б) и переднего (В) края m. semimembranosus anterior



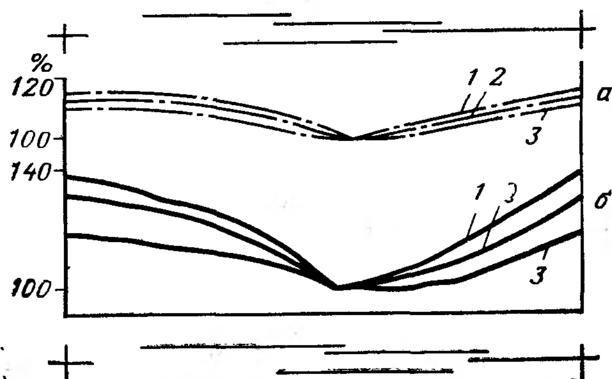


Рис. 141. Изменение длины волокон m. gluteus medius, начинающихся на крестцово-седалищной связке (1) и крыле подвздошной кости (2) и m. gluteus minimus (3) в ведущей конечности бизона (а) и зубра (б)

Обозначения те же, что и на рис. 128

функционируют главным образом как фиксаторы, а не разгибатели тазобедренного сустава, препятствующие отведению бедра, способствуя тем самым движению его в парасагиттальной плоскости. Действительно, судя по направлению их тяги в момент наибольшего сгибания и разгибания тазобедренного сустава, они компенсируют побочное отводящее действие ягодичных мышц при работе последних как разгибателей (рис. 143).

Собственно сгибатели тазобедренного сустава у копытных представлены лишь подвздошно-поясничной мышцей, вес которой составляет около 6% веса мышц задних конечностей. Степень изменения длины волокон этой мышцы и у зубра, и у бизона настолько незначительна (не более 14% минимальной длины), что становится понятной причина возникновения в ее структуре перистости, дополнительно увеличивающей мощность этой мышцы. Как уже было отмечено, в фазе переноса в сгибании тазобедренного сустава участвует также m. tensor fasciae latae и m. gracilis anterior, а также (благодаря двусуставному прикреплению) м. rectus femoris.

Разгибатели коленного и сгибатели голеностопного суставов. Как было отмечено выше, пропульсивный толчок создается разгибателями не только тазобедренного, но и коленного суставов и сгибателями скакательного сустава.

Основным разгибателем коленного сустава является четырехглавая мышца бедра, суммарный вес которой достигает 17—18% от веса всех мышц задних конечностей, т. е. это вторая по мощности группа мышц задних конечностей. Среди всех компонентов четырехглавой мышцы бед-

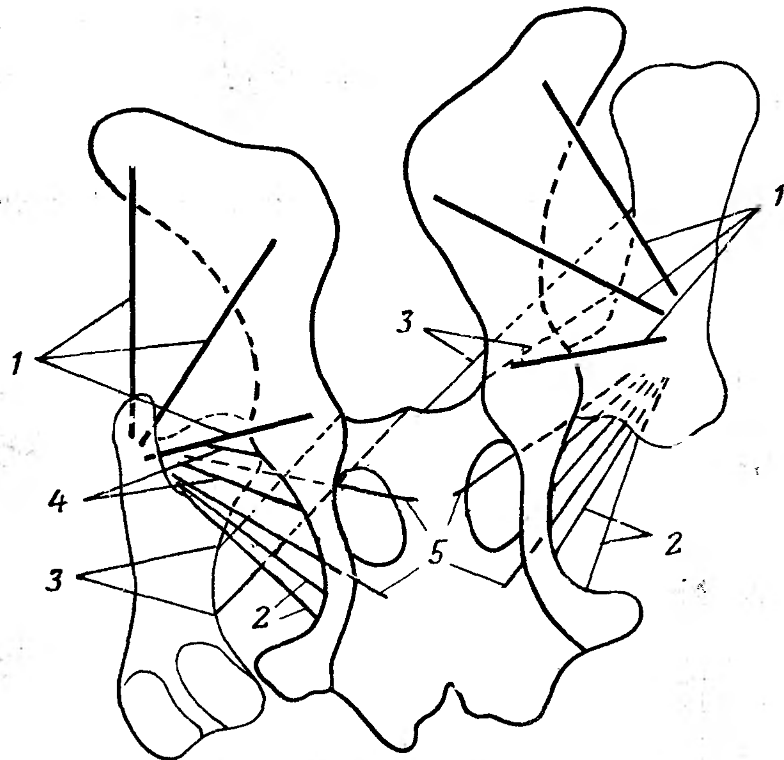


Рис. 143. Схема мышц, фиксирующих тазобедренный сустав зубра для удержания бедра в парасагиттальной плоскости в начале (справа) и конце (слева) фазы опоры

1 — m. gluteus medius,
2 — m. quadratus femoris;
3 — m. gemelli;
4 — m. piriformis;
5 — mm. obturator externus

ра основными являются бедренные головки, которые все вместе в 2—2,5 раза превышают вес прямой мышцы бедра.

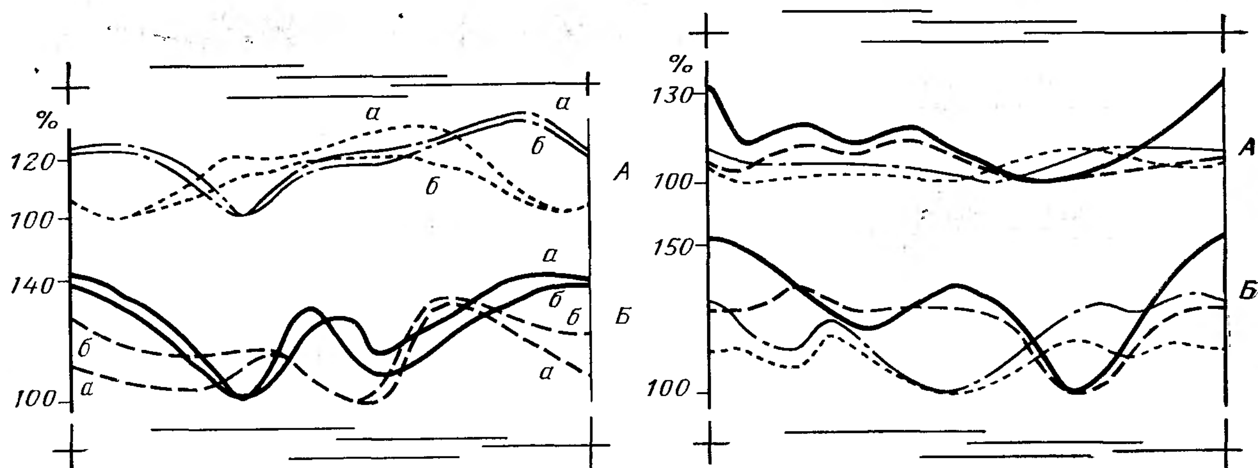
Разгибанию колена соответствует укорочение мышцы (рис. 144; следует учесть, что пики на представленных кривых по методическим причинам опаздывают по сравнению с «гомологичными», но противоположными по знаку пиками на рис. 129, где отражено изменение углов коленного сустава). За максимальным укорочением мышцы следует ее растяжение, связанное с уступательным сгибанием колена, которое в конце опоры опять сменяется сокращением и соответственным пропульсивным выпрямлением конечности. Максимальное удлинение мышцы падает на середину переноса, так как затем колено опять разгибается перед постановкой конечности на субстрат. Кривые для m. vastus lateralis и m. rectus femoris почти совпадают. Однако судя по кошке, периоды их электрической активности совмещаются полностью во времени, что, видимо, связано с работой прямой мышцы бедра также и в роли сгибателя тазобедренного сустава. Интересно, что максимальное растяжение обеих мышц в ведущей конечности зубра приходится на перенос, а в неведущей — на конец опоры, т. е. в последней большую роль играет пропульсивное разгибание конечности в соответствии с большим наклоном ее в конце опоры по сравнению с ведущей и, наоборот, ведущая конечность больше распрямляется перед приземлением для максимального выдвижения ее вперед. У бизона обе конечности работают сходно с соответствующими конечностями зубра, однако на кривых нет прогиба, связанного с сокращением мускула в послеамортизационном разгибании конечности в начале опоры.

Рис. 144. Изменение длины m. rectus femoris (а) и m. vastus lateralis (б) у бизона (А) и зубра (Б)

Обозначения те же, что и на рис. 128

Рис. 145. Изменение длины проксимального (А) и дистального (Б) края m. gastrocnemius

Обозначения кривых те же, что и на рис. 128



что сопоставляется с небольшой амплитудой этого разгибания (см. рис. 129).

Начало электрической активности m. vastus lateralis, судя по кошке, предшествует началу фазы опоры и продолжается до ее конца, т. е. амортизационное удлинение мышцы идет в уступающем режиме, которое сменяется во второй половине опоры активным сокращением. Однако у m. rectus femoris возбуждение приходится лишь на конец фазы опоры, так что он работает, очевидно, только в активном режиме.

Дополнительным разгибателем коленного сустава, очевидно, служит комплекс mm. gluteobiceps et tensor fasciae latae, переднее сухожилие которого (m. biceps anterior) закреплено на коленной чашке. При этом разгибание обоих суставов, на который действует этот комплекс, совершается синхронно.

Сгибателями (вентральная флексия) голеностопного сустава являются две бедренные головки икроножной мышцы, латеральная и медиальная, которые составляют 6—6,5% от общего веса мышц задней конечности. Поскольку икроножные мышцы начинаются на латеральной и медиальной губе бедренной кости, простираясь по всей ее дистальной трети, уже само разгибание коленного состава влечет за собой синхронное сгибание голеностопного сустава. В ходе этого выпрямления ноги на m. gastrocnemius, особенно на его задний край, ложится огромное напряжение на разрыв, требующее особых морфологических приспособлений, препятствующих ему, что и достигается развитием в задней части мышцы перистости. Появление ее возможно в связи с тем, что изменение длины заднего края мышцы имеет сравнительно с передним краем малую амплитуду (рис. 145).

В ведущей конечности зубра мускул начинает сокращаться еще перед наступанием на землю в соответствии с распрямлением ноги, с начала опоры наблюдается небольшое удлинение мышцы (идет амортизационное сгибание в коленном и разгибание в голеностопном суставах), которое скоро опять сменяется сокращением, ведущим к пропульсивному разгибанию колена и сгибанию голеностопного сустава. Отрыв конечности от субстрата и сгибание ее в коленном и разгибание в голеностопном суставах опять вызывает значительное удлинение мышцы. Можно думать, что по аналогии с кошкой как при предварительном выпрямлении конечности, так и пропульсивном мышца работает в активном режиме, тогда как амортизационное удлинение протекает в уступающем режиме. Икроножная мышца неведущей конечности работает аналогично. Однако амплитуда ее сокращения и растяжения значительно больше чем в ведущей конечности, что связано, видимо, с бо́льшим подтягиванием второй конечности под туловище при переносе у зубра, что должно вызвать резкое удлинение мышцы.

Собственно сгибателем коленного сустава принято считать подколенную мышцу, однако она скорее работает на фиксацию голени, противодействуя вращательному моменту двуглавых мышц бедра, чем на сгибание коленного сустава. Само сгибание коленного сустава в цикле бега

неравнозначно. В фазе опоры сгибание коленного сустава — вынужденное, амортизационное, возникающее под влиянием инерции движения тела и сопротивления земли. В фазе же переноса сгибание его активное, однако для сгибания коленного сустава в фазе переноса нет необходимости развивать особые силы, так как его сгибатели должны лишь переместить относительно легкую голень и стопу. Судя по электрической активности мышц задней конечности кошки, вероятно, что длинные заднебедренные мышцы — разгибатели тазобедренного сустава — работают до самого конца фазы опоры, во время шага у кошки их активность захватывает и начало фазы переноса, т. е. в момент отрыва конечности от земли они выступают уже как сгибатели коленного сустава, дающие достаточно мощное усилие, сгибающее коленный сустав в начале переноса. В фазе опоры их напряжение может только разгибать тазобедренный сустав (вследствие разницы в массе зубра и Земли). В момент же отрыва конечностей от земли резко меняется соотношение масс частей, на которые действуют длинные заднебедренные мышцы, и их влияние на разгибание тазобедренного сустава будет меньше, чем на сгибание коленного сустава, во столько же раз, во сколько масса всего зубра больше массы голени и стопы. Поэтому, если даже длинные заднебедренные мышцы активны только до конца фазы опоры, развиваемая ими в момент отрыва конечности сила достаточна, чтобы создать угловое ускорение, сгибающее коленный сустав.

Если для сгибания коленного сустава вполне достаточно мощности длинных разгибателей тазобедренного сустава, то в голеностопном нет таких мышц, которые в фазе опоры работали бы на другой сустав, а в фазе переноса разгибали бы его. Поэтому в голеностопном суставе имеется собственный разгибатель. Таковым является передний большеберцовый мускул. Вес его составляет 1,5% веса мышц задних конечностей. Если учесть очень незначительную массу стопы, то его силы вполне достаточно для активного разгибания голеностопного сустава в фазе переноса конечности. По всей вероятности, передняя большеберцовая мышца работает в конце фазы опоры и начале фазы переноса, обеспечивая разгибание голеностопного сустава с самого начала фазы переноса.

Ввиду большого сходства принципа работы сгибателей и разгибателей пальцев задних и передних конечностей их действие будет рассмотрено в следующем разделе.

Функциональный анализ мышц передних конечностей

Выше уже был обсужден вопрос о сравнительной роли задних и передних конечностей в создании пропульсии и показано, что последние не только служат амортизаторами, но и участвуют в создании активного толчка, меняя направление движения общего центра тяжести, заданное работой задних конечностей и весом животного (вперед и вниз на вперед и вверх). В фазе опоры передних конечностей тело, подвешенное на

мышцах между ними, стремится опуститься вниз. Тем самым основная нагрузка ложится на мышцы плечевого пояса — основной по значимости группы мышц, связанных с работой передних конечностей (табл. 24 в главе III). Значительное увеличение с возрастом веса самцов зубров и бизонов по сравнению с самками и молодыми самцами вызывает, естественно, увеличение у них относительной мощности этих мышц. Так, у Кондора по сравнению с очень молодым самцом бизона относительный вес мышц плечевого пояса возрастает на 13%, у Мотылька по сравнению с молодыми самцами и самками на 8—16%. Таким образом, доля этих мышц в общем весе мышц передних конечностей, и так большая, с возрастом еще больше растет (от 51,3 до 60,8% веса мускулатуры конечностей с поясом).

Роль мышц плечевого пояса, однако, не сводится только к подвешиванию туловища и амортизации его нагрузки на конечности (в последней участвуют и сами конечности, которые в начале фазы опоры несколько сгибаются в уступающем режиме, прежде чем опять распрямиться), они также осуществляют активное протягивание туловища вперед между конечностями как опорными элементами (рис. 146). При этом лопатка, более или менее зафиксированная в своем дорзальном (позвоночном) крае (ее движения здесь ограничены в связи с короткостью большей части волокон грудной части зубчатой вентральной мышцы — см. *6* на рис. 146), зубцы которого закреплены почти по всей поверхности ребер и, кроме того, снабжены на реберной стороне сухожильными зеркалами, ограничивающими сокращение волокон [41], совершает значительные экскурсии своим вентральным (сочленовным) концом. Если ромбовидная мышца (*3*), прикрепленная у дорзального края лопатки, выступает по отношению к ней скорее как фиксатор, то акромиальная часть трапециевидной мышцы (*4*) — активный протрактор лопатки в фазе переноса, но фиксатор ее в фазе опоры обеспечивает успешную работу таких мышц, протягивающих туловище между конечностями, как широчайшая мышца спины (*1*) и (в меньшей степени в связи с более дорзальным прикреплением) спинная часть трапециевидной (*2*).

Анализ соотношения основных мышц со скелетом и туловищем (см. рис. 146) помогает понять соотносительное их развитие: наиболее мощными становятся мышцы, находящиеся в максимально выгодном положении. Так, мышцы, на которые падает основная нагрузка по протягиванию туловища вперед, широчайшая мышца спины (*1*) и глубокая грудная (*8*) развиты значительно сильнее, чем спинная часть трапециевидной (*2*). Среди основных мышц, принимающих на себя вес тела (противодействие провисанию), грудная часть m. serratus ventralis (*5*, *6*), волокна которой почти совпадают с направлением движения центра тяжести, развита больше, чем наружная грудная (*7*) с более перпендикулярным ходом волокон, и ее относительный вес примерно в 4 раза боль-

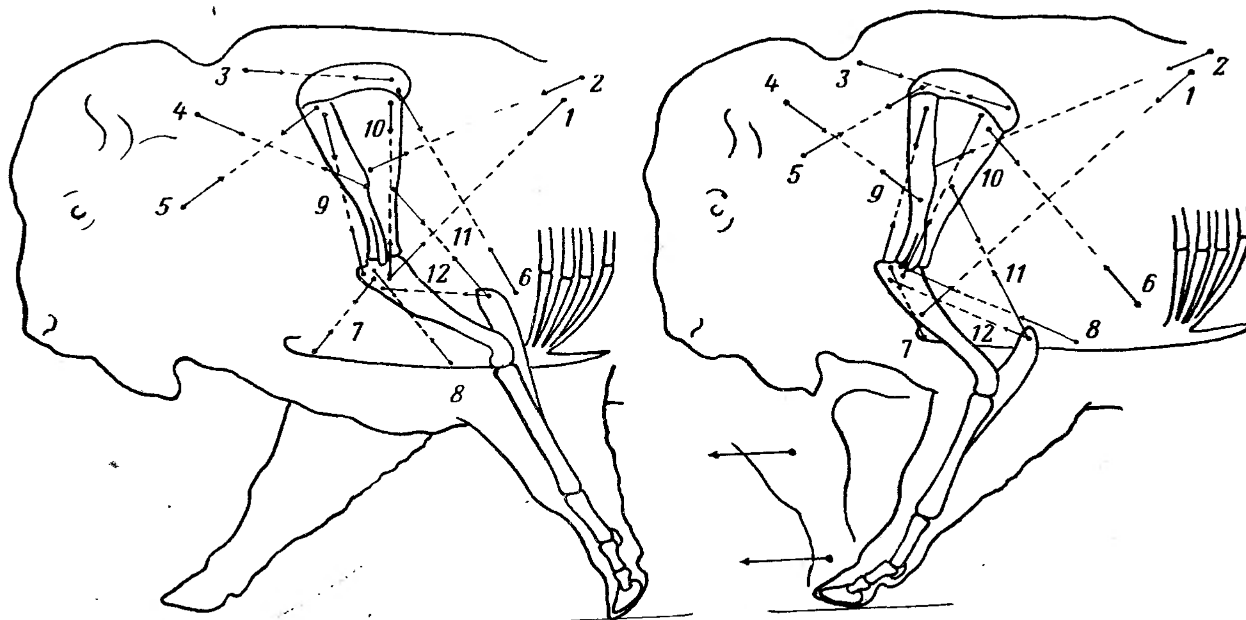
[41] На рис. 146 показано направление лишь самых длинных волокон этой мышцы.

ше веса последней. При этом грудная часть вентральной зубчатой мышцы принимает участие также в протягивании туловища, чего не может делать наружная грудная мышца, особенно в конце фазы опоры.

В упомянутой выше паре мышц (m. latissimus dorsi и m. endopectoralis) особый интерес представляет изменение их относительного веса с возрастом у самцов. Помимо протягивающей функции широчайшая спины действует также на удержание туловища между конечностями. Таким образом, возрастание веса животного требует усиления этой мышцы. У бизонов наблюдается возрастание ее относительного веса на 16% (с 7,3% от веса мышц передних конечностей у молодого самца бизона до 8,5% у Кондора). У зубров широчайшая мышца спины увеличивается от 6,5—6,6% у самок и очень молодых самцов, через 6,9% у взрослого (Мощника) к 7,1% у старого (Мотылек). Относительный вес этой мышцы даже у молодых бизонов больше, чем у старых зубров. Это можно сопоставить с повышенной пропульсивной ролью передних конечностей у бизонов. Обратное происходит с m. endopectoralis с его исключительно пропульсивной (протягивающей) функцией. Бóльшая подвижность самок и молодых самцов зубров и бизонов по сравнению с тяжелыми старыми самцами приводит к тому, что у них эта мышца имеет больший удельный вес. Так, у молодого бизона ее относительный вес составляет 12% против 10% у старого самца; у зубров вес падает с 11 до 8,5% (у Мо-

Рис. 146. Схема действия основных мышц передних конечностей зубра в начале и конце фазы опоры

Мышцы:
1 — latissimus dorsi;
2 — spinotrapzius;
3 — rhomboideus;
4 — acromiotrapezius;
5 — serratus ventralis p. cervicalis;
6 — m. serratus ventralis p. thoracalis;
7 — ectopectoralis;
8 — endopectoralis;
9 — supraspinatus;
10 — infraspinatus;
11 — anconeus longus;
12 — anconeus lateralies



тылька). И опять у бизонов с повышенной потребностью пропульсии мышца развита сильнее, чем у зубров.

Зачительное увеличение веса ромбовидной мышцы с возрастом как у зубров, так и бизонов, скорее всего связано не с локомоцией. В борьбе за первенство в стаде у взрослых животных огромную роль играют подниматели головы (во время боев животное упирается конечностями в землю и лоб ко лбу соперника пытается приподнять его), среди которых ромбовидная мышца топографически находится в наиболее выгодном положении. Соответственно у Кондора она на 23% больше, чем у молодого самца, а у Мотылька ее рост достигает даже 55% сравнительно с молодыми самцами и самками.

Положение передних конечностей в момент опускания на землю таково, что огромная нагрузка, передаваемая через лопатку на плечевую кость, стремится опустить проксимальный конец плеча, что могло бы привести к сгибанию локтевого сустава, если бы этому не противодействовали мощно развитые разгибатели. Компенсаторная их роль еще больше возрастает из-за того, что часть мышц плечевого пояса (наружная и внутренняя грудные мышцы), будучи прикреплена к проксимальной части плеча, в своем стремлении противодействовать опусканию туловища вызывает побочный эффект заключающийся в сгибании локтевого сустава. Велика и активная роль разгибания локтевого сустава в пропульсии, так же как и уступающее (амортизационное) сгибание в начале опоры. Все это приводит к тому, что разгибатели локтевого сустава являются второй по мощности группой мышц передних конечностей (табл. 24 в главе III). Однако функционировать разгибатели локтевого сустава могут только при соответствующем развитии разгибателей плечевого сустава, иначе их полезное действие будет сведено на нет. Таким образом, все разгибатели основных суставов передней конечности в ходе всей фазы опоры оказываются сильно нагруженными.

Собственно разгибателями плечевого сустава являются предостная (*9*) и заостная (*10*) мышцы, последняя также кончается впереди от центра движения в суставе. Одновременно она в силу своей топографии вращает плечо, противодействуя обратному вращательному движению, создаваемому в качестве побочного действия широчайшей мышцей спины и в меньшей степени внутренней грудной мышцей. С возрастом у старых самцов зубра и бизона предостная мышца ослабевает (у Кондора на 12% меньше, чем у молодого самца, у Мотылька на 17—27% меньше, чем у молодого самца и самок), будучи, видимо, компенсирована обратным развитием широчайшей мышцы спины, дополнительной функцией которой является разгибание плечевого и локтевого суставов за счет оттягивания назад и вверх проксимального конца плечевой кости. Важность вращающего действия заостной мышцы, видимо, способствует неизменности ее относительного веса.

Разгибателями локтевого сустава служат в основном три головки трехглавой мышцы плеча. Особенно сильного развития из всей группы достигает длинная головка трехглавой мышцы плеча (*11*), которая, будучи

прикреплена к лопатке и выполняя, таким образом, побочную функцию сгибания плечевого сустава, может работать только синхронно с разгибанием последнего. При разгибании плечевого сустава длинная головка трехглавой мышцы плеча натягивается. Особенно большая нагрузка падает на те ее волокна, что прикреплены дальше от центра вращения в суставе по каудальному краю лопатки. Это приводит к тому, что эти волокна теряют связь с верхушкой олекранона и крепятся на более дистальных пучках длинной головки трехглавой мышцы, придавая ей как бы перистую структуру.

Увеличение веса тела с возрастом, повышение роли упирания конечностями в землю при драках у взрослых самцов предъявляют дополнительные требования к разгибателям локтевого сустава. Соответственно возрастает относительный вес m. anconeus longus: у Мотылька 26,3% против 22,6—23,8 (табл. 24 в главе III) у самок и молодых самцов. У бизонов разница выражена меньше (24,7 и 24,2%). Однако следует помнить, что у бизонов, как уже отмечалось выше, более силен широчайший мускул спины, способствующий разгибанию локтевого сустава, и с возрастом его относительная сила возрастает больше, чем у зубров (16 против 9%).

В фазе переноса передняя конечность выносится вперед, сгибаясь в плечевом и локтевом суставах, сочленовный конец лопатки смещается вперед относительно туловища. Так как собственная масса свободной конечности сравнительно невелика, сгибатели плечевого (mm. acromiodeltoideus, spinodeltoideus и teres major) и локтевого суставов (mm. brachialis и biceps brachii) составляют относительно небольшую часть мускулатуры свободной конечности (7,3—8,0 и 6,0—7,8% соответственно). Вынос конечности вперед осуществляется в основном m. brachiocephalicus, относительный вес которого достигает 5,2—6,3% от веса всех мышц, связанных с конечностью и плечевым поясом. Как уже отмечалось, протракция лопатки осуществляется еще и m. acromiotrapezius.

Разгибание в кистевом суставе, происходящее в фазе переноса, занимает всего восьмую часть ее продолжительности, т. е. оно должно проходить очень быстро. Это требует развития рычагов, к которым приложена сила экстензоров, скоростного типа (с малым плечом). Из разгибателей кисти в таком положении находится лучевой разгибатель пясти, и естественно, что именно он оказывается наиболее развитым среди длинных мышц кисти, составляя около 4,2—5,2% от веса мышц свободной конечности.

Сгибатели пальцев передних и задних конечностей гомодинамны и сходны как по морфологии, так и по функции. Оканчиваются они на внутренней поверхности копытных фаланг и служат, в первую очередь, для амортизации огромных нагрузок, приходящихся на пальцы в момент приземления и стремящихся разогнуть их. Противодействие этим нагрузкам в основном приходится на длинные сгибатели пальцев (глубокие сгибатели пальцев в передних конечностях), которые бо́льшую часть опоры, видимо, работают в уступающем режиме. Активная их работа продолжается, во всяком случае, до конца фазы опоры, так как за моментом от-

рыва следует сразу же резкое сгибание пальцев. Мощь этих мышц, рассчитанная на огромный вес животного, неминуемо должна была бы вызвать чрезмерное сгибание пальцев после потери ими контакта с субстратом ввиду их малой собственной массы, но, поскольку этого не происходит, очевидно, что этому противодействуют разгибатели пальцев, активность которых, видимо, возникает уже к концу фазы опоры.

Значительную локомоторную функцию несут разгибатели спины, состоящие из длиннейших мышц поясницы, груди, подвздошно-реберных мышц и полуостистых мышц спины и шеи. В сумме они составляют 40—60% веса всех дорзальных мышц спины у старых самцов зубров и бизонов, тогда как их относительный вес у молодых животных значительно больше 63—70% (табл. 23 в гл. III). В предыдущей главе уже отмечалось, что основной компонент этих мышц — длиннейшая спины как у молодых самцов и самок, так и взрослых зубров и бизонов, по весу почти одинаков, несмотря на большие различия в весе самих животных (у самки зубра 5,22 кг, а у Мотылька 5,46, у Кондора 5,35 кг, что соответственно составляет 46, 30 и 28% от веса дорзальных мышц туловища). Это, безусловно, можно сопоставить с большей прыгучестью молодых животных, так как разгибание позвоночного столба — одно из основных условий для подготовки к прыжку. Хотя взрослые самцы также в состоянии перепрыгнуть через значительные препятствия (например, стволы деревьев в 70—80 см диаметром), тем не менее при быстром беге они стараются обходится без прыжков.

Иначе обстоит дело с поднимателями головы (выше уже упоминалось о значительном возрастании относительного веса ромбовидной мышцы у взрослых самцов), роль которых с возрастом самцов растет. Их мощность увеличивается, что видно на примере пластыревидной мышцы, наиболее выгодно расположенной в группе поднимателей. Если у старых самцов зубра и бизона она составляет около 21% веса дорзальной мускулатуры позвоночника, то у взрослого, но не достигшего полной зрелости Мощника — только 15%, а у более старой самки и того меньше (7,3%).

* * *

Приведенный выше анализ двигательного аппарата зубров и бизонов преследовал две основные цели. Во-первых, желательно было дать функциональное объяснение особенностям строения тех или иных структур (скелет, мускулатура), общим для всех животных, и объяснение возрастных и половых изменений в отношении мощности отдельных мускульных групп у зубров и бизонов (например, бóльшая роль разгибателей спины у молодых животных в связи с большей прыгучестью или бóльшая роль поднимателей головы у взрослых самцов в связи с борьбой за доминирование в стаде). Во-вторых, и нам это кажется наиболее интересным, следовало выяснить специфику локомоции и работы двигательного аппарата двух близких видов одного рода Bison в связи с формированием их как самостоятельных таксонов в условиях разных местообитаний: бизо-

нов — в открытых местностях, требующих быстрого, выносливого бега с меньшей маневренностью, и зубров — в лесных биотопах, где на первый план выдвигается необходимость сочетать высокую скорость движения со способностью преодолевать препятствия в виде кустов, пней, лесных завалов и т. п. Попытка вскрыть приспособительную специфику механики движения и локомоторного аппарата интересна как в связи со спорами о видовой самостоятельности зубра и бизона, так и вследствие вообще малой изученности двигательного аппарата млекопитающих, где проводимые исследования, как правило, однобоки — скелет изучается без мускулатуры, конечности — без соответствующего изучения движения, и все вместе — без внимания к исторической обусловленности появления тех или иных особенностей в морфологии и локомоции, т. е. вне современной систематики.

Наша работа показала, что в соответствии с различиями в условиях обитания локомоция и биомеханика двигательного аппарата зубров и бизонов, а вследствие этого и его морфология, глубоко различны, несмотря на использование одного и того же набора аллюров. У зубров с их более длинными конечностями значительно больше углы приземления и отрыва задних конечностей, их размах, размахи движения в каждом суставе, амплитуда изменения функциональной длины задних конечностей, а следовательно, и вертикальные изменения положения центра тяжести; у них также повышена пропульсивная роль задних конечностей относительно передних, больше выражена разница в действии конечностей ведущей и неведущей диагоналей (в частности, вторая задняя конечность у зубра несколько опережает в своей работе опорный график по сравнению с ведущей, чего нет у бизонов). Все это говорит о более расширенных возможностях зубра повышать скорость передвижения (достаточно вспомнить меньший размах более коротких конечностей бизона). Возможно, более доступный бизону способ повышения скорости — учащение движений конечностей. Такое уменьшение амплитуды возможностей бизона сравнительно с зубром вполне соответствует более однородным требованиям, предъявляемым к нему средой. Из сказанного выше ясно, что единая для обеих форм полутяжелая форма бега [Гамбарян, 1972] претерпела изменения в разных направлениях, приобретя у зубра черты прыжково-скоростной, а у бизона — скоростной форм.

При этом следует подчеркнуть, что род Bison, формировавшийся, видимо, в лесных местообитаниях в связи с повышенной необходимостью амортизации толчков, действующих на холку, развил принципиально иначе построенный орган жесткости, сохранив межостистые мышцы и добиваясь необходимой для копытных стабильности спины развитием длинных остистых отростков (условие, сохранившееся у зубров и лесных канадских бизонов), тогда как представители рода Bos, обитавшие, возможно, в открытых местностях, добились того же более простым (проще условия) способом — редукция межостистых мышц при сравнительно невысоких остистых отростках компенсирована развитием надостистой связки, отсутствующей у Bison. Переход собственно бизонов в степи

потребовал дальнейшего увеличения жесткости спины, что при отсутствии надостистой связки могло произойти только за счет еще большего увеличения остистых отростков.

Различие в форме движения зубра и бизона вызвало преимущественное развитие у последних рычагов скоростного типа и повышение с возрастом, а следовательно, и с весом, роли именно тех мышц, что связаны с этими рычагами. Так, возрастает у них относительная мощь комплекса m. gluteobiceps et tensor fasciae latae при ослаблении силового m. semitendinosus. У зубра наблюдается обратное. Повышение пропульсивной роли передних конечностей у бизона вызвало преимущественный рост мышц, работающих больше на пропульсию, чем на амортизацию (mm. latissimus dorsi, endopectoralis).

Литература

Бибикова В. И. О некоторых отличительных чертах в костях конечностей зубра и тура.— Бюл. МОИП. Отд-ние биол., 1958, 63, 6.

Бровар В. Я. Биомеханика холки (в связи с вопросом о роли остистых отростков у позвоночных).— Тр. Моск. зоотехн. ин-та, 1935, 2.

Бровар В. Я. К анализу соотношений между весом головы и длиною остистых отростков позвонков.— Арх. анат., гистол. и эмбриол., 1940, 24, 1.

Гамбарян П. П. Бег млекопитающих. Приспособительные особенности органов движения. Л.: Наука, 1972.

Гамбарян П. П., Орловский Г. Н., Протопопова Т. Г., Северин Ф. В., Шик М. Л. Работа мышц при разных видах локомоции кошки и приспособительные изменения органов движения в сем. Felidae.— Тр. ЗИН АН СССР, 1970, 42.

Гамбарян П. П., Рухкян Р. Г. Морфофункциональный анализ мышц конечностей слонов.— Тр. ЗИН АН СССР, 1974, 54.

Заблоцкий М. А. Опыт использования межвидовых гибридов зубр × бизон и межродовых гибридов бизон × крупный рогатый скот для выведения чистопородных зубров.— В кн.: Отдаленная гибридизация растений и животных. М.: Изд-во АН СССР, 1960.

Заблоцкий М. А. Зубр и его восстановление в СССР и за границей.— Канд. дис., Серпухов, 1968.

Решетов В. Ю. Сравнительно-остеологический анализ посткраниального скелета бизонов в связи с историей рода Bison.— В кн.: Териология. Новосибирск: Наука, 1974, т. 2.

Соколов И. И. Посткраниальный скелет представителей рода Bison.— Тр. ЗИН АН СССР, 1971, 48.

Суханов В. Б. Общая система симметричной локомоции наземных позвоночных и особенности передвижения низших тетрапод. Л.: Наука, 1968.

Allen J. A. The american bisons living and extinct.— Mem. Mus. Comp. Zool., 1876, 4, 10.

Hill A. W. The pressure developed in a muscle during contraction.— J. Physiol., 1948, 107.

Juśko J. Dimorfizm p'ciowy szkieletem zubra (Bison bonasus) skeleton.— Folia morphol., 1953, 1, N 1.

Koch W. Über Wachstums- und Altersveränderungen am Skelett des Wisents.— Abh. Bayer Akad. Wiss., Math.-naturwiss. Abt., 1932, Suppl. Bd. 15.

Koch W. The age order of epiphyseal union in the skeleton of the European bison (Bison bonasus).— Anat. Rec., 1934—1935, 61.

Muybridge E. Animal in motion. N. Y., 1957.

Olsen S. Postcranial skeletal characters of Bison and Bos.— Paps Peabody Mus., Archaeol. and Ethnol., 1960, 35, N 4.

Roskosz T. Morphologie der Wirbelsäule des Wisents, Bison bonasus (Linnaeus, 1758).— Acta theriol., 1962, 6, 5.

Глава пятая

Микроструктура туловищной мышцы ископаемого бизона и беловежского зубра

Изучение гистологического строения скелетной мышцы ископаемого бизона представляет интерес с двух точек зрения. Во-первых, в связи с вопросом о возможности сохранения в определенных условиях тканей животных организмов в течение тысячелетий; во-вторых, для проведения сравнительного анализа структуры скелетной мышцы у современного зубра и его прародителя — ископаемого бизона.

Поскольку у ископаемых животных мягкие ткани редко сохраняются и с трудом поддаются гистологической обработке, их микроскопическое строение почти не описано. В доступной нам литературе удалось найти лишь краткие сообщения о попытках гистологического исследования мускулатуры мамонта, найденного на р. Березовке в 1901 г.

Ф. А. Бялыницкий-Бирули [1909] нашел у березовского мамонта резкие изменения мышечной ткани и не смог обнаружить в мышечных волокнах никаких структур. В. В. Заленский [1909] после долгих попыток выявил поперечную полосатость в изолированных мышечных волокнах скелетной мышцы березовского мамонта, но приведенный им рисунок, выполненный при очень маленьком увеличении, не позволяет судить о сохранности этих структур. Цитируемые авторы не описывают микроструктуры мышцы как органа.

Опубликованных данных по изучению гистологического строения мускулатуры ископаемого бизона, так же как и современного беловежского зубра, найти не удалось.

Нами были взяты для исследования замороженная туловищная мышца современного беловежского зубра (Bison bonasus) — восьмилетнего самца, жившего в Хоперском заповеднике, а также туловищная мышца ископаемого бизона (Bison priscus), найденного в Якутии, на берегу р. Индигирки, в вечной мерзлоте, в 1971 г.

Кусочки мышц обоих животных были зафиксированы 10%-ным нейтральным формалином и обработаны с помощью различных гистологических методик.

Исследованная туловищная мышца беловежского зубра построена из отчетливо выраженных крупных пучков мышечных волокон, окруженных сильно развитым внутренним перимизием. Последний представлен волокнистой соединительной и жировой тканями. Жировые клетки большей частью округлы или овальны, иногда полигональной формы, имеют различную величину. Границы их резко очерчены. Мелкие темные ядра занимают пристеночное положение. Группы жировых клеток расположены между толстыми, грубыми коллагеновыми волокнами, окрашивающимися методом Маллори в интенсивный синий цвет (рис. 147). Отдельные жировые клетки встречаются внутри мышечных пучков, среди мышечных

волокон. Местами мощные соединительнотканные прослойки не содержат жира и состоят сплошь из толстых коллагеновых волокон (рис. 148). В соединительной ткани между мышечными пучками проходят кровеносные сосуды и нервные стволы. Сосуды часто затемнены окружающим коллагеном, поэтому при окраске по Маллори их трудно рассмотреть. На препаратах, импрегнированных серебром, можно видеть внутримышечные артерии с гладкомышечной стенкой и узким просветом, а также широкие тонкостенные вены. Капилляры не выявляются. Во внутреннем перимизии хорошо видны разветвляющиеся нервные стволики, заполненные аксонами (рис. 149). Судя по небольшой и одинаковой толщине аксонов, можно полагать, что они принадлежат двигательному компоненту иннервации [Женевская, 1974], хотя аксомышечных синапсов выявить не удалось. Мышечные волокна исследуемой мышцы часто порваны, имеют трещины, извилистый ход, интенсивно закрашиваются. Они несколько варьируют в диаметре, но в общем очень толстые. Поперечная полосатость и ядра выявляются с трудом. Ядра относительно мелкие, удлиненной формы, с заостренными концами, содержат 1—2 ядрышка. В участках, где удается выявить поперечную полосатость, отчетливо видны темные диски *А* и светлые диски *И* (рис. 150). Характерным для структуры миофибрилл являются небольшие размеры саркомеров, отчего диски *А* кажутся сближенными.

Изучение микроструктуры туловищной мышцы ископаемого бизона представило значительные трудности. Пришлось применить различные варианты обработки материала, пока удалось получить удовлетворительные гистологические препараты [42]. Применение метода импрегнации по Бильшовскому-Грос-Лаврентьеву позволило выявить в туловищной мышце ископаемого бизона границы мышечных волокон и сильно измененную поперечную полосатость, состоящую из утолщенных фрагментов и мелких зерен (рис. 151). Ядра мышечных волокон совсем не выявляются. Отсутствие ядер и фрагментированная поперечная полосатость в мышечных волокнах ископаемого бизона свидетельствуют о дегенеративных изменениях. Подобную картину можно наблюдать в мышцах современных животных в условиях трансплантации, когда часть мышечных волокон в результате ишемии подвергается дисковидному распаду. Мышечные волокна у ископаемого бизона, очевидно, подверглись сильному сжатию. Диаметр мышечных волокон был в несколько раз меньшим, чем у некоторых современных млекопитающих. Так, в полуперепончатой мышце баволокна составляет 36,1 мкм [Женевская, 1956], в той же мышце черана дагестанской горной породы в возрасте 5,5 лет диаметр мышечного тырехлетнего барана азербайджанской балбасской породы — 49,0 мкм [Ахмедов, 1968]. Измерение диаметра мышечных волокон [43] в туловищной мышце ископаемого бизона дало среднюю цифру 8,8±0,2 мкм, а у

[42] Подробно методика изготовления микропрепаратов мышцы ископаемого бизона изложена в работе Р. П. Женевской [1977].

[43] Методика описана в работе Р. П. Женевской [1956].

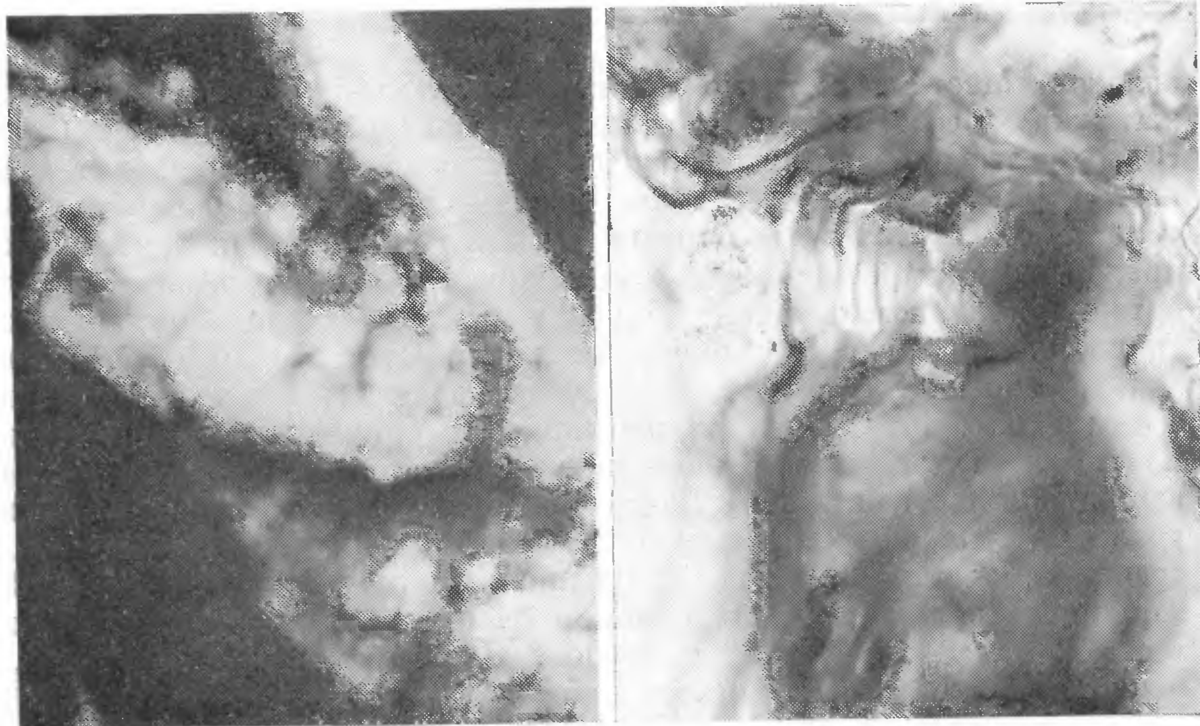
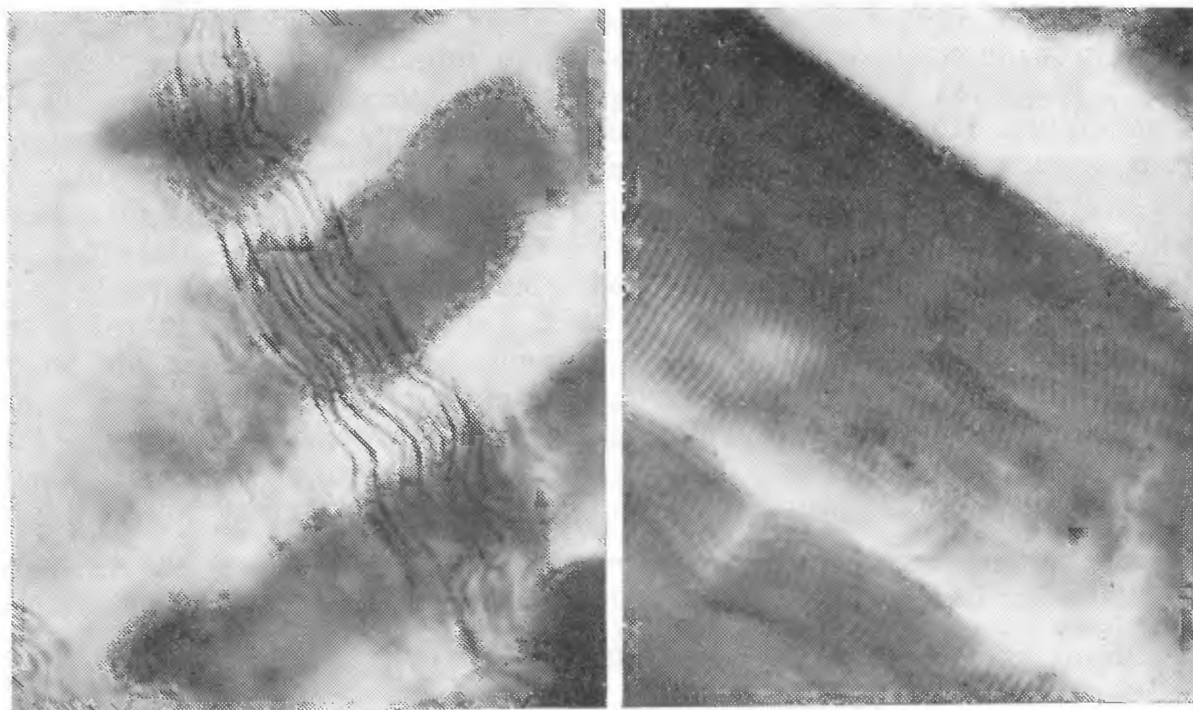


Рис. 147. Жировая ткань в туловищной мышце Беловежского зубра
Формалин. Маллори. Об. 10, ок. 6

Рис. 148. Коллаген внутреннего перимизия мышцы Беловежского зубра
Формалин. Маллори. Об. 20, ок. 6

Рис. 149. Нервный стволик в мышце Беловежского зубра
Формалин. Импрегнация по Бильшовскому-Грос-Лаврентьеву. Об. 20, ок. 6

Рис. 150. Мышечные волокна туловищной мышцы Беловежского зубра
Формалин. Импрегнация по Бильшов :кому-Грос-Лаврентьеву. Об. 40, ок. 6



беловежского зубра — 55,5±2,4 мкм, т. е. мышечные волокна ископаемого бизона оказались приблизительно в 6 раз мельче, чем у его современного сородича. Известно, что толщина мышечных волокон изменяется в онтогенезе, она различна у разных пород одного вида и в разных мышцах того же животного. Однако эти различия в величине диаметра мышечных волокон — возрастные, породные и в зависимости от типа мышцы — не превышают трех раз [Женевская, 1956; Ахмедов, 1968].

В мышце ископаемого бизона хорошо выявляется соединительная ткань внутреннего перимизия. Коллаген окрашивается специфическими красителями в характерный для него цвет (рис. 152). В рыхлой волокнистой соединительной ткани, расположенной между мышечными пучками, иногда обнаруживаются четко контурированные структуры округлой формы — вероятно, жировые клетки (рис. 153). В мышце ископаемого бизона были найдены также образования, которые, очевидно, представляют собой остатки кровеносных сосудов. Их гладкомышечная стенка не сохранилась, но по коллагеновым волокнам можно проследить ход сосудов, разделение их на ветви, а на поперечном срезе сосуда — входное отверстие (рис. 154).

Проведенный на основании полученных результатов сравнительный анализ микроструктуры туловищной мышцы современного зубра и ископаемого бизона приводит к заключению, что скелетная мускулатура обоих родственных видов характеризуется мощным развитием опорного аппарата мышцы, в частности внутреннего перимизия, связывающего мышечные пучки и обеспечивающего прочность мышцы при больших мышечных нагрузках. У современного зубра отмечается большее накопление внутримышечного жира по сравнению с ископаемым бизоном, что может свидетельствовать об интенсивной двигательной активности последнего. Однако не следует забывать и о значительно меньшей сохранности тканевых структур ископаемого животного. Следует отметить, что замораживание мышцы само по себе нарушает ее структуру. У современного зубра мышечные волокна были порванными, извилистыми в них не всегда выявлялись ядра, поперечная полосатость, не сохранились капилляры и нервные окончания. Из литературы известно, что при длительном содержании на холоду может наступить полный автолиз мышечной ткани [Артюх, 1951]. В то же время гистологическое исследование скелетной мышцы ископаемого бизона показало, что некоторые биологические структуры в определенных условиях могут сохраняться чрезвычайно длительно — до десятков тысяч лет. При этом до известной степени сохраняется специфичность их химических компонентов. Так, выявление границ мышечных волокон говорит об устойчивости базальной мембраны их оболочки. Базальная мембрана сарколеммы имеет соединительнотканное происхождение, а, как выяснилось на нашем материале, коллагеновый белок хорошо сохраняется.

Сократительный аппарат мышцы современного зубра представлен поперечнополосатыми миофибриллами с короткими саркомерами и отчетливыми дисками *A* и *И*. У ископаемого бизона мышечные белки хотя

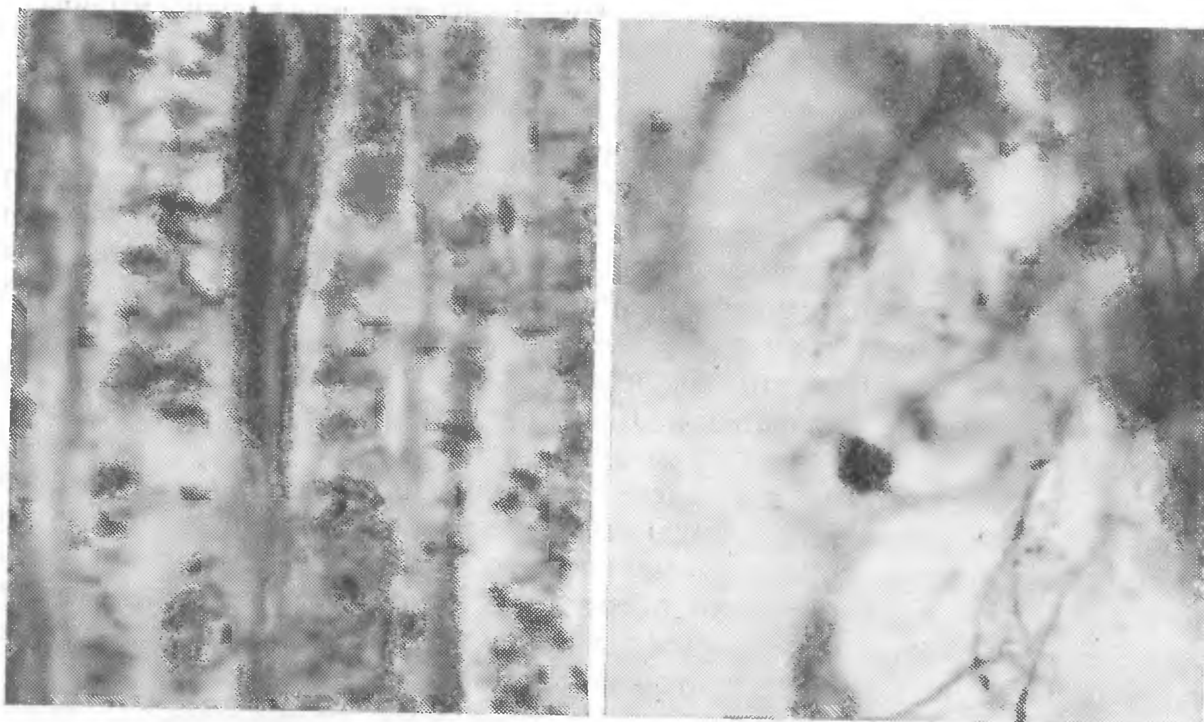
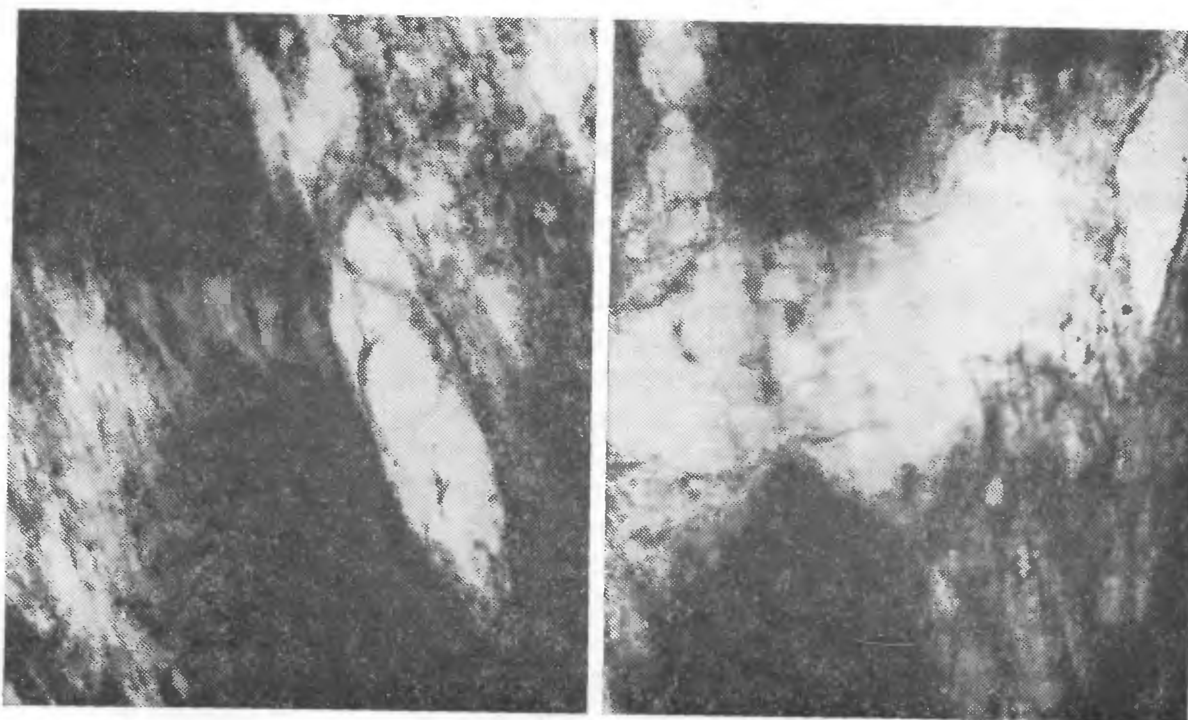


Рис. 151. Мышечные волокна туловищной мышцы ископаемого бизона
Формалин. Импрегнация по Бильшовскому-Грос-Лаврентьеву. Об. 40, ок. 6

Рис. 152. Коллагеновые волокна в мышце ископаемого бизона
Формалин. Маллори. Об. 20, ок. 6

Рис. 153. Жировые клетки в мышце ископаемого бизона
Формалин. Маллори. Об. 10, ок. 6

Рис. 154. Кровеносный сосуд в мышце ископаемого бизона
Формалин. Маллори. Об. 10, ок. 6



и сильно изменены, однако окрашиваются в характерный для них цвет, что говорит об известном сохранении их специфичности. Поперечная полосатость, обнаруживаемая в виде зерен и фрагментов, очевидно, является распавшимися дисками *А*, состоящими из актина и миозина. В то же время ядра мышечных волокон не выявлялись. Они плохо сохранились и в замороженной мышце современного зубра. Это дает основание полагать, что дезоксирибонуклеопротеиды в скелетной мышечной ткани менее стойки, чем цитоплазменные белки.

Исследованный материал не позволил выяснить причины уменьшения диаметра мышечных волокон ископаемого бизона по сравнению с ныне живущими млекопитающими, в частности с близкородственным видом — современным беловежским зубром, у которого мышечные волокна очень крупные. Возможно, что это связано с высыханием мышц ископаемого бизона в результате естественной мумификации в сухом холодном климате плейстоцена, когда жили эти животные, относящиеся к мамонтовой фауне. Естественная мумификация представляется нам и вероятной причиной столь длительного сохранения некоторых структур и их химических компонентов в мышце ископаемого животного.

Литература

Артюх И. А. Автолиз мороженого мяса при длительном хранении в холодильнике.— Науч. тр. Укр. ин-та эксперим. ветеринарии, 1951, 18.

Ахмедов Н. М. Морфологические особенности роста и развития скелетной мускулатуры и жироотложения балбасских овец в онтогенезе.— В кн.: Индивидуальное развитие балбасской породы овец. Баку: Изд-во АН АзССР, 1968.

Бялыницкий-Бирули Ф. А. Гистологические и микрохимические наблюдения над тканями Березовского мамонта.— В кн.: Научные результаты экспедиции, снаряженной императорской Академией наук для раскопки мамонта, найденного на р. Березовке в 1901 г.— СПб., 1909, т. 2.

Женевская Р. П. О росте и развитии скелетной мускулатуры в постэмбриональный период у овец.— Изв. Отд-ния естеств. наук АН ТаджССР, 1956, вып. 13.

Женевская Р. П. Нервно-трофическая регуляция пластической активности мышечной ткани. М.: Наука, 1974.

Женевская Р. П. Гистологическое изучение мышц туловища шадринского мамонта и ископаемого бизона с реки Индигирки.— Материалы II совещания по изучению мамонтов и мамонтовой фауны Тр. ЗИН АН СССР, 1977, 73.

Заленский В. В. Микроскопические исследования некоторых органов мамонта, найденного на реке Березовке.— В кн.: Научные результаты экспедиции, снаряженной императорской Академией наук для раскопки мамонта, найденного на р. Березовке в 1901 г. СПб., 1909, т. 2.

Глава шестая

Морфология головного мозга зубра и бизона

Нервная система всех групп копытных, в том числе и Bovidae, изучена крайне слабо и фрагментарно, что же касается представителей рода Bison, то известны только три работы, содержащие сведения об организации мозга зубра. Первое и самое полное описание макроанатомии сделано И. Ф. Огневым [1926], чей труд, особенно ценный сравнением мозга зубра и домашнего быка, не потерял своего значения до нашего времени. Данные по макро- и микроморфологии многих отделов головного мозга зубра и 12 других видов парнокопытных содержатся в монографии М. Ф. Никитенко с соавторами «Мозг парнокопытных» [1970], однако некоторая поверхностность суждений и недостоверность отдельных фактов заставляет пользоваться этой книгой с осторожностью. И, наконец, в фундаментальном атласе головного мозга млекопитающих [Brauer, Schober, 1970] представлены фотографии четырех поверхностей мозга зубра с разметкой некоторых структур и обозначением важнейших борозд, и извилин больших полушарий.

В настоящей главе дано краткое описание анатомии головного мозга зубра и бизона, но основное внимание уделено схеме распределения борозд и извилин на поверхности конечного мозга и ее индивидуальной изменчивости, а также цитоархитектоническому строению четырех основных областей неокортекса зубра.

Материал и методы исследования

Работа выполнена на пяти экземплярах мозга зубра и двух — бизона. Три чистопородных зубра отстреляны в Хоперском заповеднике: зубр I (10 лет, 1972 г.), зубр II (1,5 года, 1974 г.) и зубр III (5 лет, 1974 г.). Из Мордовского заповедника в 1974 г. поступил мозг от двух животных с кровностью 61/64 зубра и 3/64 серого украинского скота: зубр IV (Рента, 8 лет) и зубр V (Рогач, 1,5 года, вес тела 250 кг, вес мозга 551 г). Оба бизона были чистокровные: бизон I (Кондор-II, 21 год, Приокско-Террасный заповедник, 1974 г.) и бизон II (2 года, вес мозга 515 г, Московский зоопарк, 1976 г.).

Сбор и первичная обработка материала (фотографирование, приготовление гистологических препаратов) проведены Л. И. Авксентьевой, А. А. Лембергом и В. Ф. Семеновым. Все экземпляры мозга фиксировались 10%-ным нейтральным формалином. Цитоархитектоника новой коры больших полушарий описывалась на основе изучения серий 20-микронных фронтальных срезов, окрашенных по Нисслю. Для серий были вырезаны пробы из лобной, теменной, височной и затылочной областей правого полушария зубра.

При разметке структур головного мозга использовалась номенклатура упомянутого атласа с дополнениями из классической работы И. Н. Филимонова [1937] с некоторыми изменениями. Если в настоящее время какое-либо образование имеет два общеупотребительных термина, один из них стоит в скобках. Кроме того, для некоторых отделов больших полушарий в скобках указана их принадлежность к корковым формациям: tuberculum olfactorium (palaeocortex). Это сделано для удобства читателей, не знакомых специально с классификацией коры большого мозга.

Список сокращений к рисункам 4—8

A — gyrus ambiens (cortex entorhinalis)
Am — aquaeductus mesencephali
ans — sulcus ansatus
ar — sulcus arquatus rhinencephali
B olf — bulbus olfactorius
C — gyrus coronalis
Cc — crus cerebri (=pedunculus cerebri)
C call — corpus callosum
Ch o — chiasma opticum
CN — gyrus cinguli (periarchicortex)
cor — sulcus coronalis
cr — sulcus cruciatus
CT — corpus trapezoides
D — ligamentum diagonale (palaeocortex)
di — sulcus diagonalis
E — epiphysis
ecm — sulcus ectomarginalis
ecs — sulcus ectosylvius
enm — sulcus endomarginalis (=endolateralis)
espl — sulcus endosplenialis
fS — fissura Sylvii (у Bison — fissura pseudosylvia)
Fx — fornix
gen — sulcus genualis
In — infundibulum
Lt — lamina tecti (=quadrigemina)
M — corpora mammilarae
mag — sulcus marginalis
Mi — massa intermedia
Mo — medulla oblongata
N III — nervus oculomotorius
NV — nervus trigeminus
NVII — nervus facialis
NVIII — nervus statoacusticus
NX — nervus vagus
NXII — nervus hypoglossus
OCC — gyrus occipitalis
OBLc — gyrus obliquus caudalis
OBLr — gyrus obliquus rostralis
Ol — gyrus olfactorius lateralis
Om — gyrus olfactorius medialis
ot — sulcus occipitotemporalis
P — lobus piriformis (cortex entorhinalis)
Par — paraflocculus
Po — pons Varolii
PR — prorea
pro — sulcus proreus (=orbitalis)
prs — sulcus praesylvius
Pyr — pyramis
R — gyrus rectus
RE — gyrus reuniens
rhl — fissura rhinalis lateralis (=pa-
rhlc — laeo-neocorticalis)
rhlr — fissura rhinalis lateralis, pars caudalis
rhlr — fissura rhinalis lateralis, pars rostralis
S — gyrus semilunaris (palaeocortex)
SA — gyrus sagittalis
sag — sulcus sagittalis
Se — septum
sem — sulcus semilunaris
ss — sulcus suprasylvius
T — tuberculum olfactorium (palaeocortex)
Tl — tractus olfactorius lateralis
Tm — tractus olfactorius medialis
To — tractus opticus
VIII — ventriculus tertius
1 — gyrus sylvius
2 — gyrus ectosylvius
3 — gyrus suprasylvius
4 — gyrus ectomarginalis (=ectolateralis)
5 — gyrus marginalis (=lateralis)
I—X — lobuli cerebelli

Общая анатомия головного мозга

Анатомия всех частей мозга зубра и бизона настолько сходна, что в целях удобства приведено описание головного мозга зубра (рис. 155, 159), а в конце раздела кратко отмечены некоторые особенности, свойственные мозгу бизона (рис. 156). Для более полной характеристики центральной нервной системы рода Bison мы сочли целесообразным представить аналогичные фотографии мозга домашней коровы (рис. 157). Разметка структур, упоминаемых в описании, сделана на схематических рисунках четырех поверхностей мозга зубра (рис. 158).

Вес головного мозга взрослых животных колеблется в пределах 420—550 г, равняясь, по Никитенко с соавт. [1970], в среднем 448 г при весе тела в 664 кг. Интересно отметить, что у полуторагодовалого зубра масса мозга (551 г) уже достигает своего предельного значения, хотя вес тела (250 кг) еще в 2,5 раза меньше, чем у взрослого. Общий план строения и взаимного расположения частей мозга такой же, как и у других наземных млекопитающих, но характерной чертой в соотносительном развитии отделов может считаться бóльшая в сравнении с другими парнокопытными относительная величина конечного мозга, и, напротив, мéньшая — мозжечка. Согласно Никитенко с соавт. [1970], эти отделы составляют соответственно 74 и 7,3% от веса всего мозга. Квадратный указатель Рогинского, лучше других аллометрических индексов отражающий степень цефализации, равен 0,60, а у домашней коровы — только 0,40.

Продолговатый мозг и варолиев мост по своей организации и относительной величине аналогичны таковым других копытных. Следует отметить, что у зубра нет четких ориентиров, по которым принято проводить границу между продолговатым и спинным мозгом. На вентральной поверхности обычно ориентиром является перекрест пирамид (pyramis), представляющих собой пучки волокон от моторной коры к мотонейронам спинного мозга. Пирамиды зубра не обладают формой, обычной для большинства млекопитающих, а выглядят достаточно плоскими тяжами с характерным сужением посередине и без поверхностно лежащего перекреста в каудальной части, переходящей в передние столбы спинного мозга. На дорсальной стороне продолговатого мозга слабо выражены такие анатомически пограничные структуры, как ядра пучков Голля и Бурдаха — первичные центры афферентной части двигательной системы, куда приходят раздражения в основном от мышц, суставов и костей. Сами пучки, проходящие вдоль всего спинного мозга, нечетко определяются в шейной части [Огнев, 1926].

Область перехода продолговатого мозга в варолиев мост отмечена хорошо развитым комплексом первичных слуховых центров, образующих заметную автономную структуру на латеральной поверхности ствола. Стато-акустический нерв (*N VIII*), подходящий к комплексу с вентральной стороны, весьма значителен по размерам и четко делится на меньшую, вестибулярную, и большую, акустическую, порции. Дорсальная поверхность варолиева моста скрыта под мозжечком, а на вентральной

поверхности каудальный отдел занят поперечно идущими волокнами трапециевидного тела (corpus trapezoides). Из черепномозговых нервов рассматриваемой области крупнейшим является тройничный (*NV*), затем идет VIII, а VI и VII пары заметно тоньше двух первых.

Мозжечок характеризуется поразительно небольшими для такого крупного животного полушариями, которые намного меньше, чем у горных, и очень подвижных видов парнокопытных. Червь мозжечка (palaeocerebellum) составляет 52%, а полушария (neocerebellum) — 39% от веса всего отдела; парафлоккулярные доли (archicerebellum) развиты намного лучше, чем у быстро передвигающихся копытных. Как и у всех млекопитающих, червь состоит из 10 долей; анатомически наиболее дифференцированными являются culmen и declive, которые ответственны за общие движения конечностей и туловища, кроме того, многие считают, что culmen участвует в управлении движениями глаз и задних конечностей.

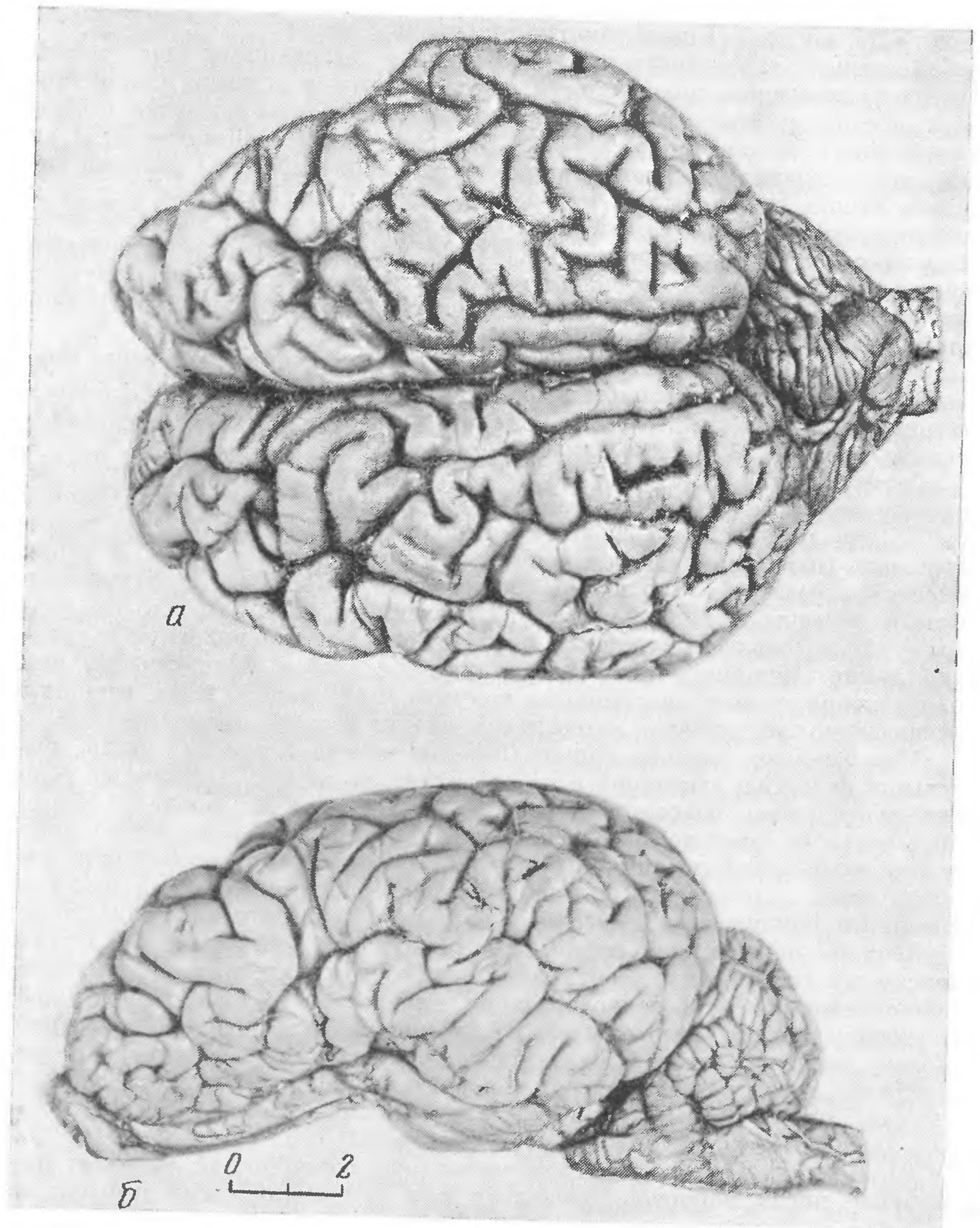
Зубр обладает наименьшей шириной молекулярного слоя коры мозжечка и наивысшим числом клеток-зерен, приходящихся на одну клетку Пуркинье: зубр — 988, лось — 968, архар, овца — 840, сайгак — 777, свинья, кабан — 612—720 [Никитенко и др., 1970].

Средний мозг. Внешняя анатомия среднего мозга определяется прежде всего размерами и формой пластинки четверохолмия (lamina tecti), где расположены важнейшие подкорковые центры зрительного (верхние холмы) и слухового (нижние холмы) анализаторов. У зубра пластинку четверохолмия полностью закрывают мозжечок и затылочные отделы больших полушарий. Если их раздвинуть, то видны верхние холмы — две массивные полусферы, прилегающие каждая вплотную к средней линии. Нижние холмы, будучи намного у́же в каудо-ростральном направлении, имеют заостренную конусовидную форму, и их вершины расположены значительно латеральней вершин верхних холмов.

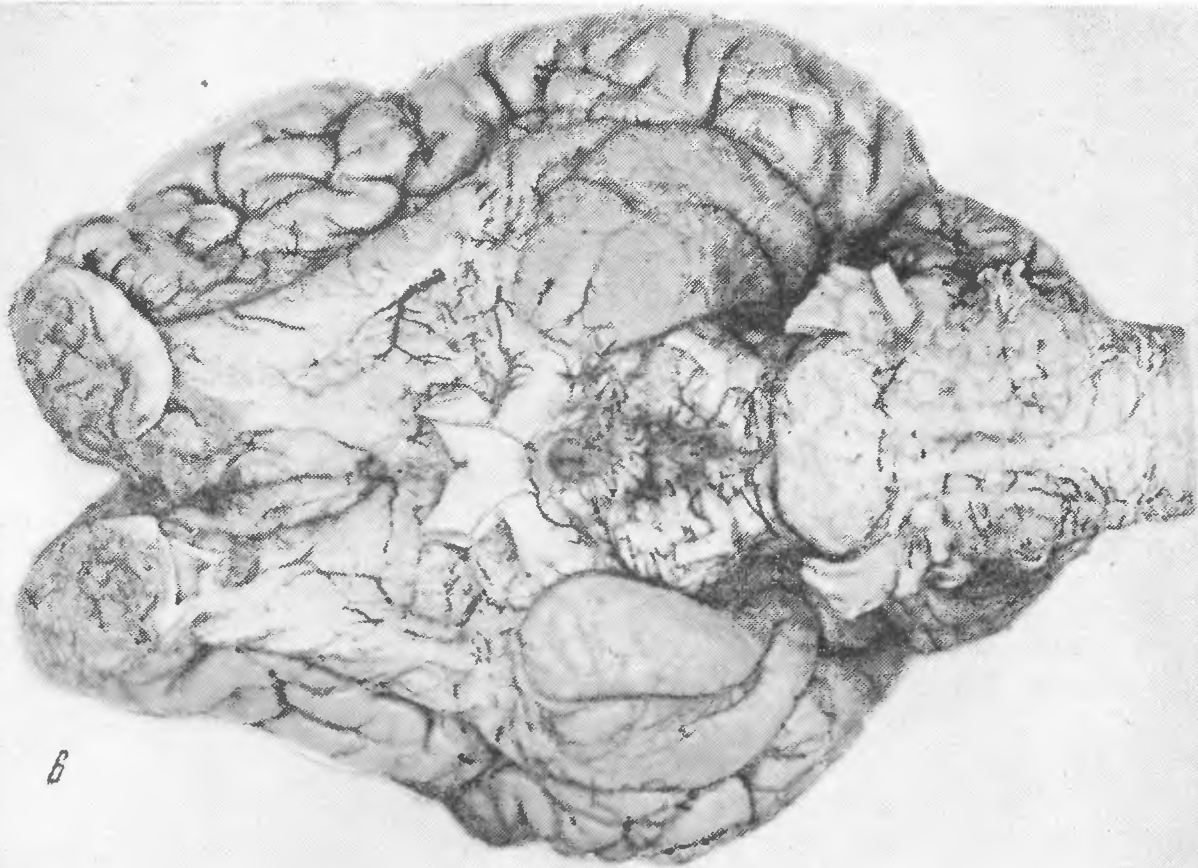
Как известно, верхние холмы (colliculi superiae), помимо чисто зрительной функции, связанной с поверхностными слоями, выполняют роль основного центра сенсомоторных корреляций, которые лежат в основе двигательного компонента ориентировочного рефлекса — жизненно важной поведенческой реакции животных. Изучение внутренней структуры обнаружило, что у зубра в верхних холмах преимущественно развиты средние и нижние слои, связанные не столько со зрительным анализом, сколько с координацией оптических стимулов с сигналами от других сенсорных систем. Эта координация необходима для построения таких компонентов ориентировочной реакции, как поворот головы, глаз и ушей в сторону любого раздражителя, фиксация взора, активное слежение объекта взглядом и т. д. Показательно, что средняя плотность нейронов в верхних холмах зубра невелика; в ряду парнокопытных были получены следующие цифры: кабан — 168, зубр — 202, лось — 646, косуля — 675, олень — 713, сайгак — 1200 клеток в 0,01 мм^3 [Никитенко и др., 1970]. Ясно, что только усиление зрительных способностей вызывает повышение числа нейронов, поскольку сам ориентировочный рефлекс и

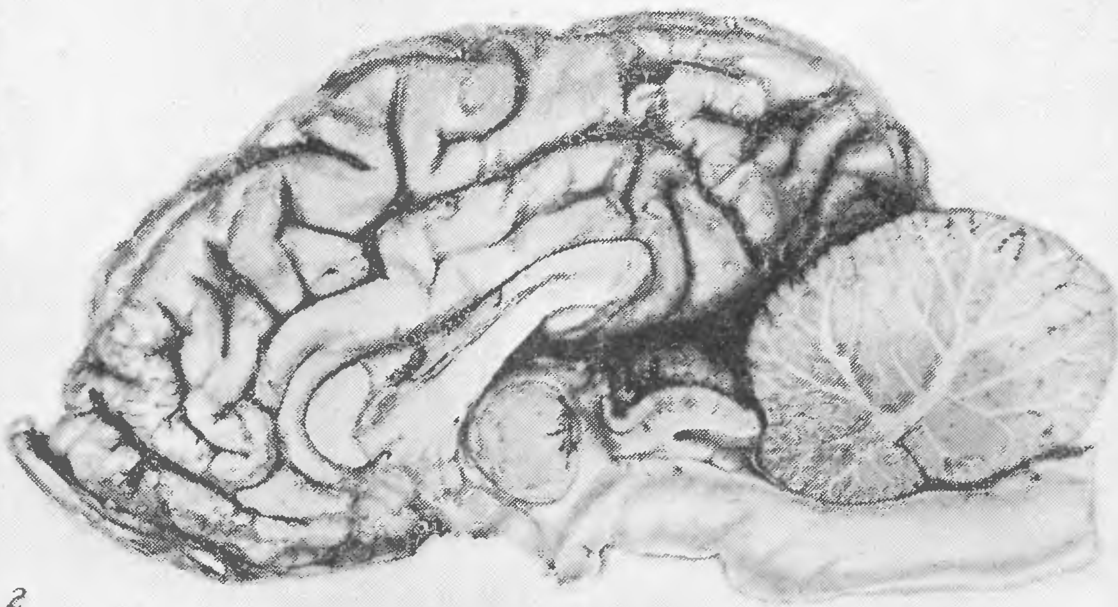
Рис. 155. Головной мозг зубра

Поверхности: *а* — дорсальная; *б* — латеральная;



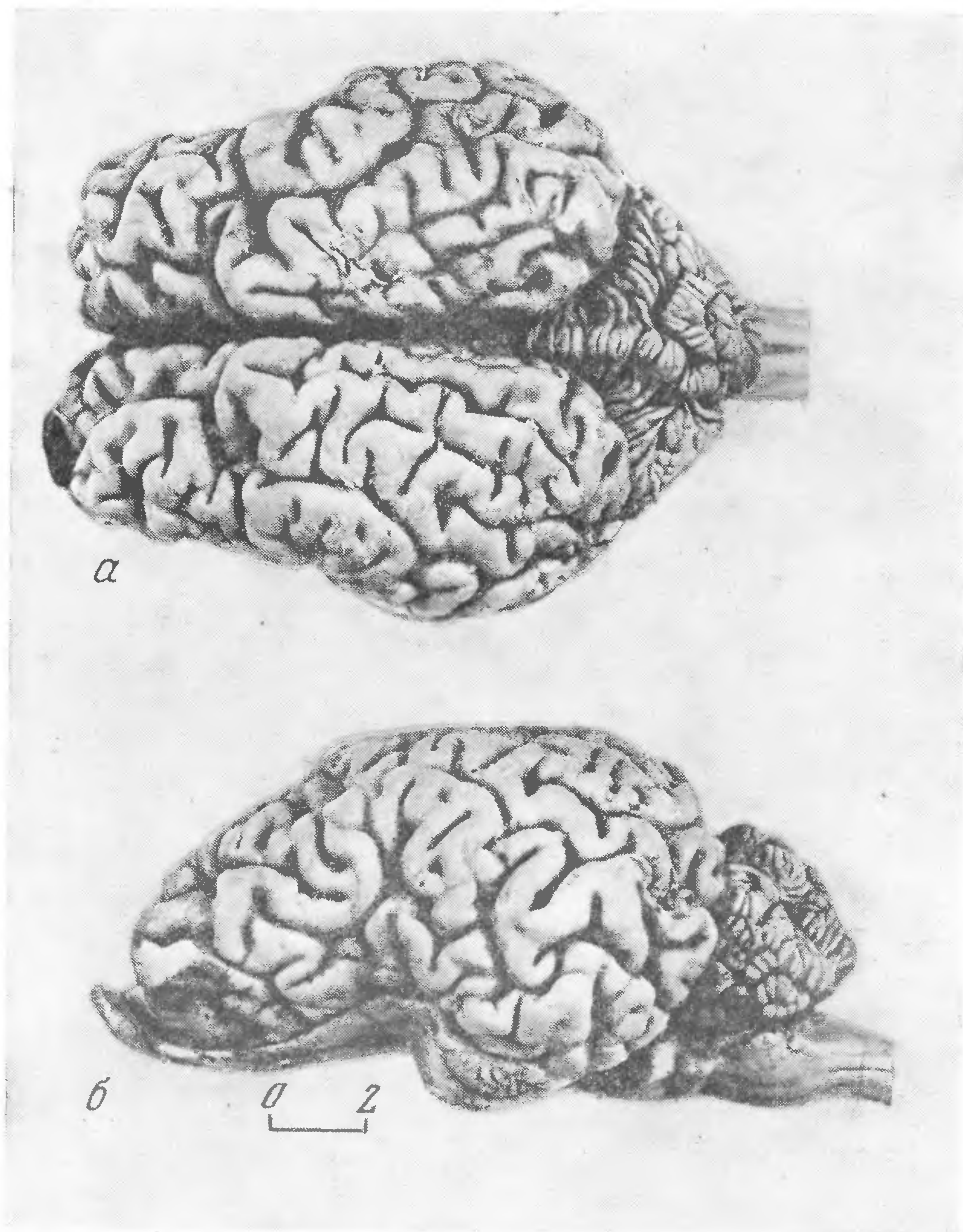
в — вентральная (базальная); *г* — медиальная





0 2

Рис. 156. Головной мозг бизона
а — г — то же, что и на рис. 155



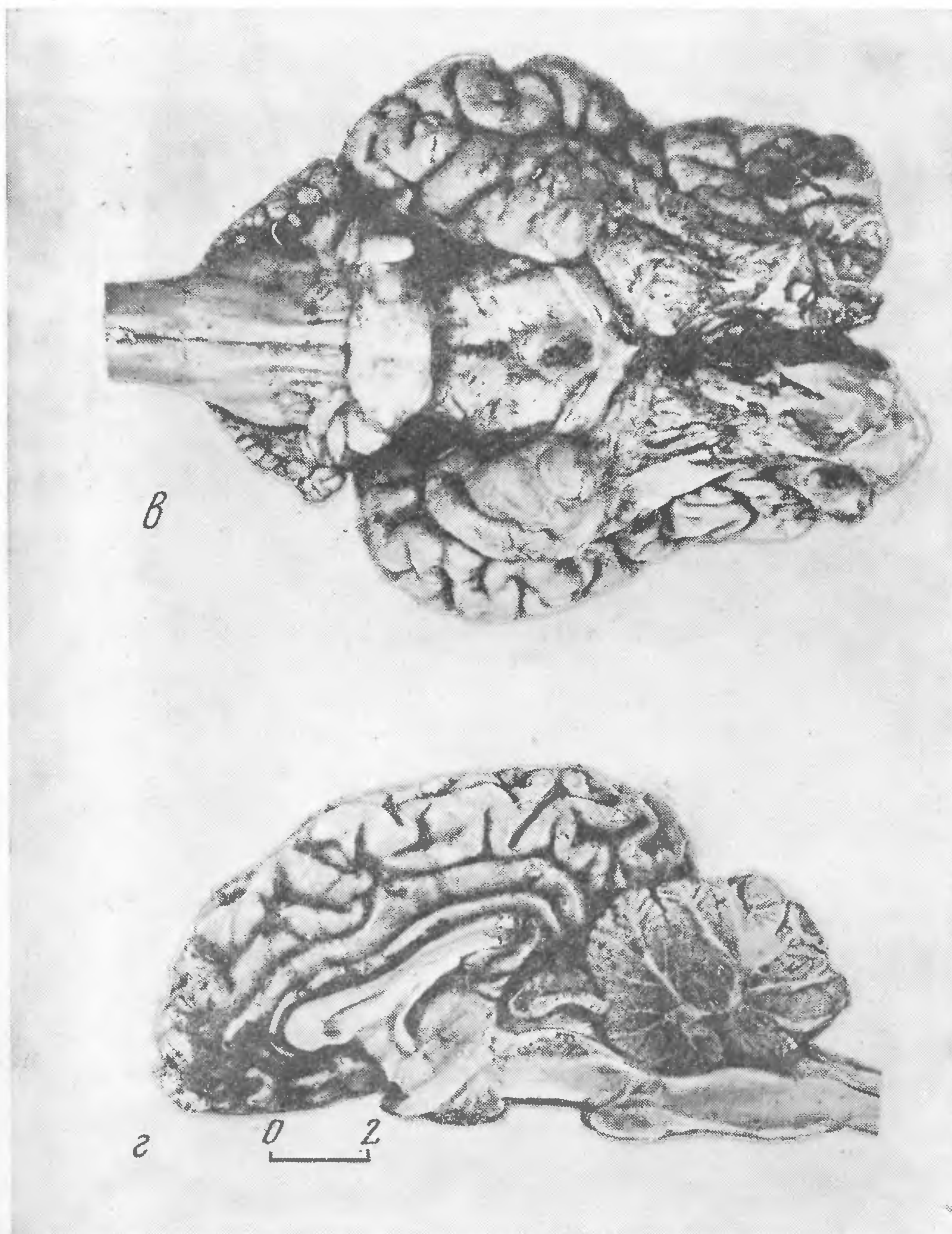
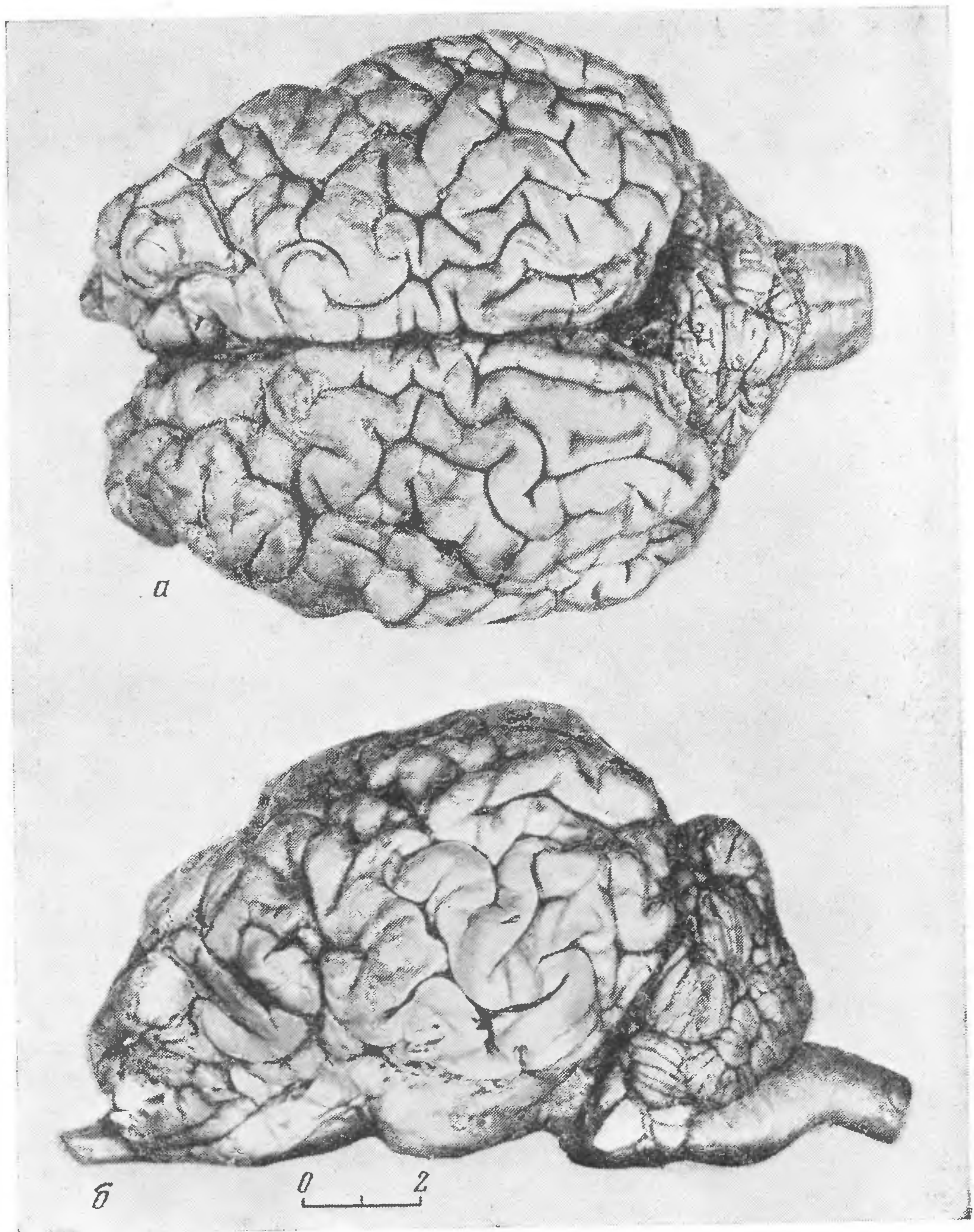

в
г
0
2

Рис. 157. Головной мозг коровы домашней
а — г — то же, что и на рис. 155



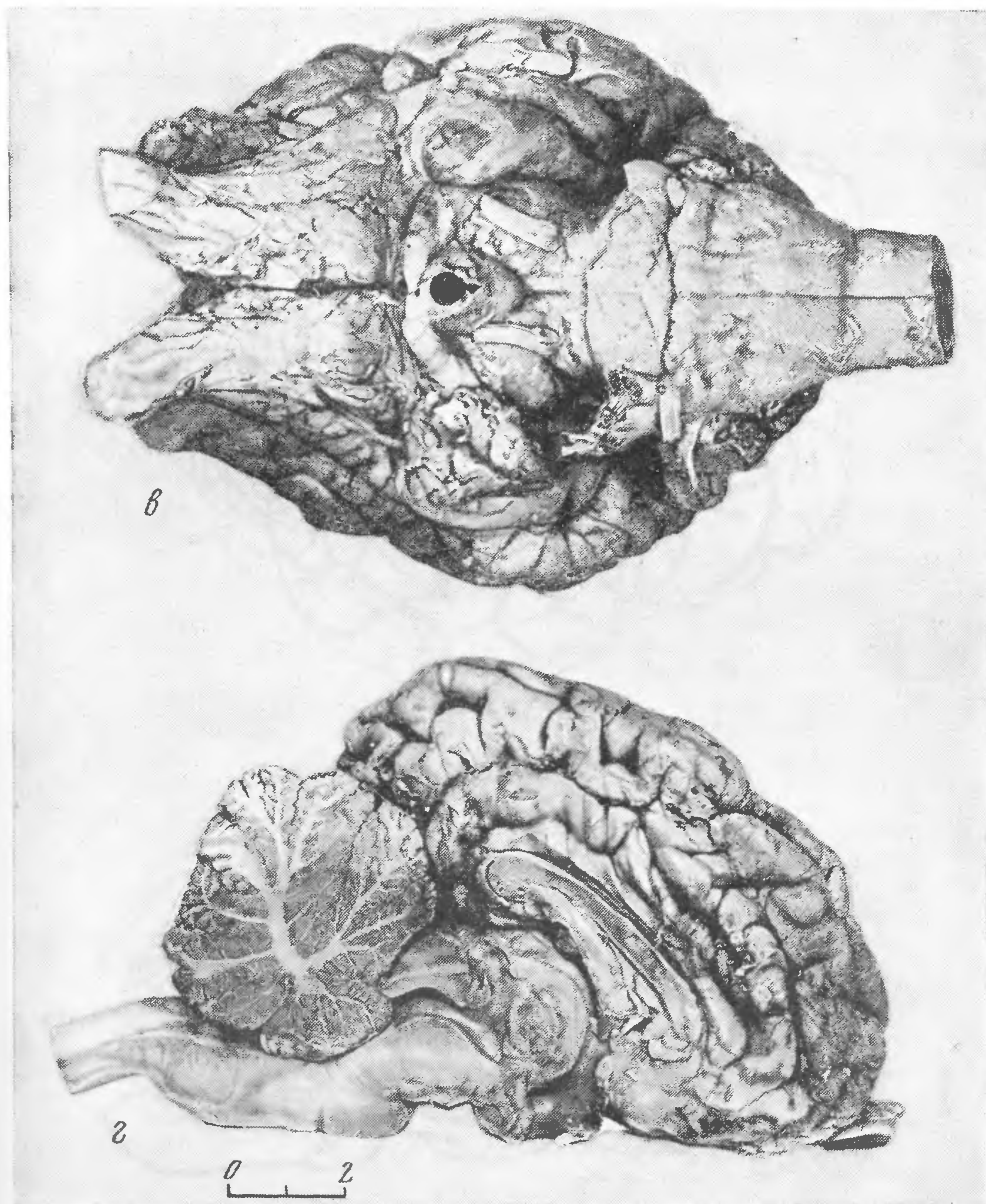
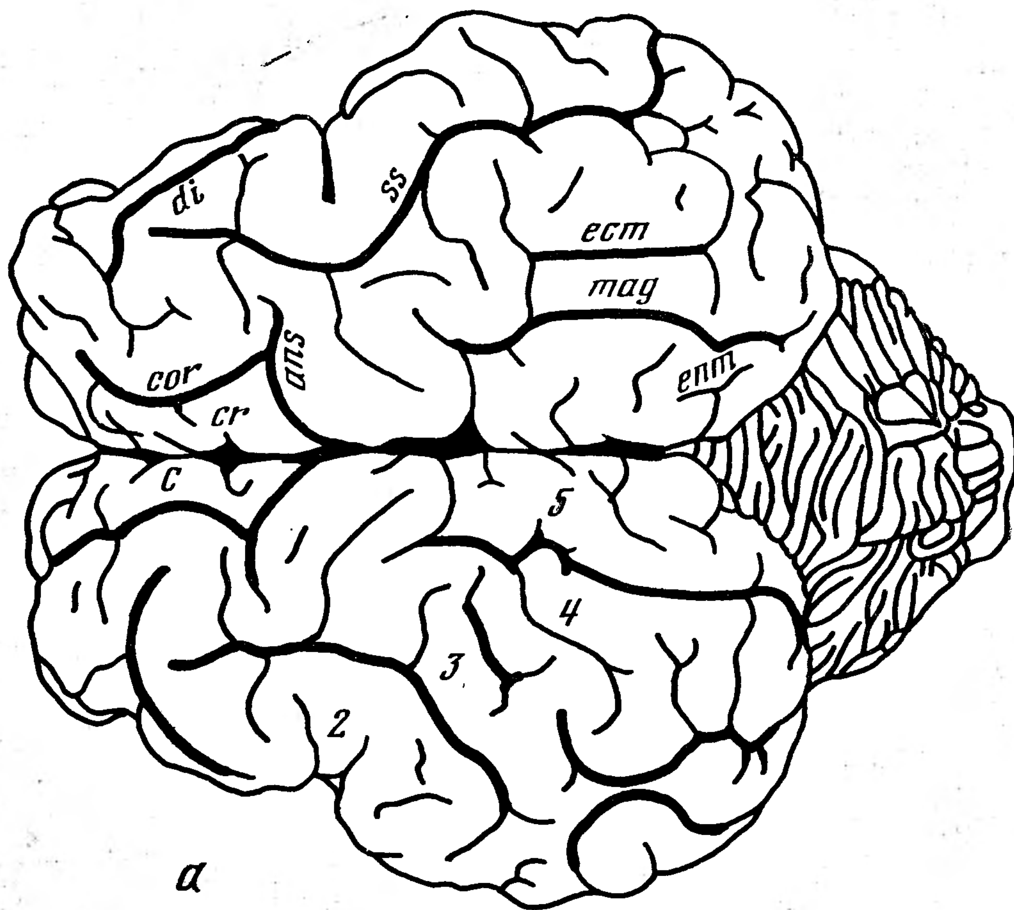
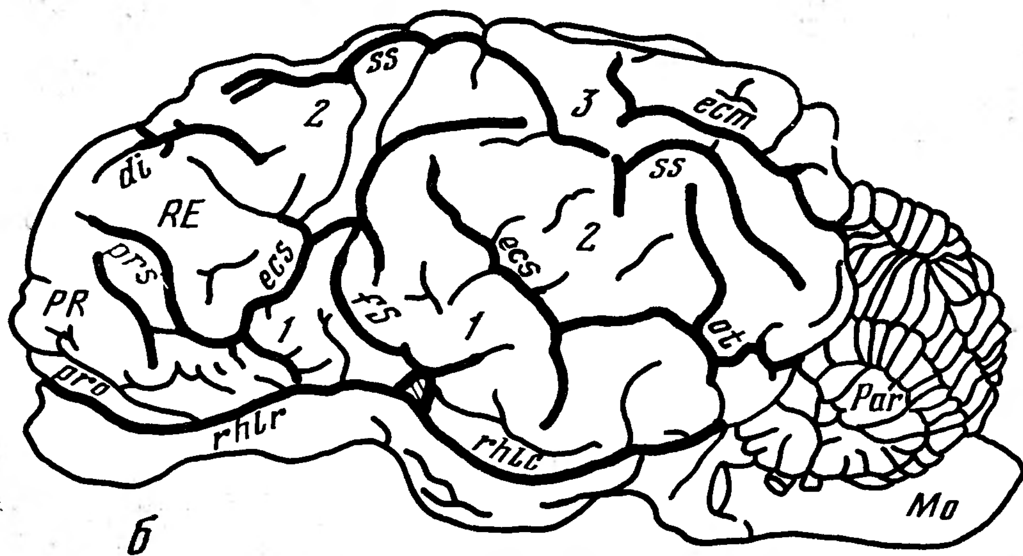
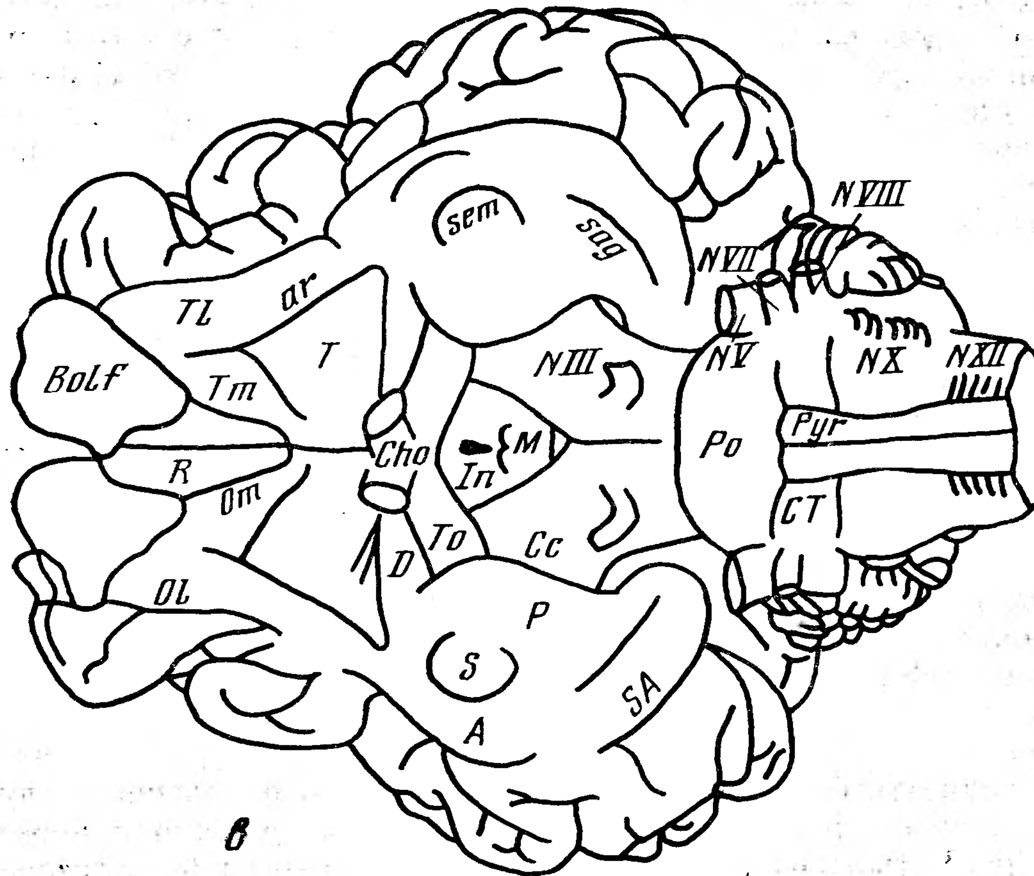

в
г
0
2

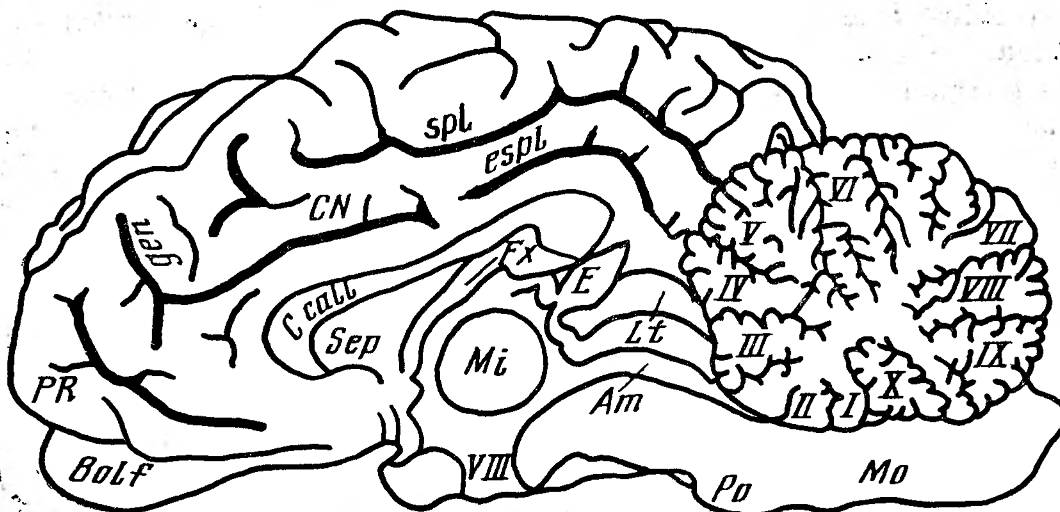
Рис. 158. Схематический рисунок головного мозга зубра [по Brauer, Schober, 1970, с дополнениями и изменениями]





Список условных сокращений приведен в тексте с. 335; выделены основные русла борозд неокортекса, заштрихован островок Рейля;
а — *г* — то же, что и на рис. 155





мезенцефалические структуры, обеспечивающие его, без сомнения, мало изменяются в разных семействах парнокопытных.

Межуточный мозг. Из структур межуточного мозга на дорсальной поверхности можно видеть эпифиз, конусообразную с закругленной верхушкой мозговую железу длиной 1—1,5 см. Внутри эпифиза несколько эксцентрично расположен дорсальный отросток III мозгового желудочка, достигающий вершины железы. Дорсолатеральная поверхность межуточного мозга занята высшими подкорковыми центрами зрительного и слухового анализаторов, латеральным (ЛКТ) и медиальным (МКТ) коленчатыми телами. Граница между ними у зубра очень сглажена, и, по Огневу, поверхностные системы волокон переходят с одного образования на другое. ЛКТ имеет вид узкого выпуклого кзади треугольника, своим основанием сливающегося с подушкой зрительного бугра, а МКТ представлено небольшим овальным возвышением, отделенным от прилегающих частей зрительного бугра неглубокими бороздками. На вентральной стороне межуточного мозга видны маленькие маммилярные тела, столь тесно прилежащие друг к другу, что анатомически выглядят одним овальным возвышением. Кпереди от них располагается серый бугор, переходящий в достаточно массивную воронку (infundibulum), на которой подвешен гипофиз, обычно отрываемый при извлечении мозга. Внутри серого бугра и воронки находится вентральный отросток III мозгового желудочка. Кпереди от описанных гипоталамических структур виден перекрест зрительных нервов (chiasma opticum) и зрительные тракты (tracti opticii), отходящие от него к ЛКТ.

Конечный мозг является главенствующим отделом головного мозга зубра и полностью определяет его форму. Каждое большое полушарие выглядит неправильным шестигранником, слегка суженным в ростральном отделе. Четыре поверхности полушария — дорсальная, латеральная, фронтальная и окципитальная — покрыты новой корой (neocortex), базальная поверхность занята структурами древней (palaeocortex) и межуточной (cortex intermedius) коры, а на медиальной представлены главным образом отделы старой (archicortex) и межуточной коры. Наиболее простые соотношения борозд и извилин свойственны формациям палео- и архикортекса, традиционно и не вполне точно объединяемым в понятии обонятельного мозга (rhinencephalon). Рельеф поверхности обонятельного мозга достаточно обстоятельно был рассмотрен И. Н. Филимоновым у свиньи [1937]. При описании и идентификации отделов этой области мозга мы придерживались терминологии этого автора.

Основной бороздой, отделяющей базальный отдел риненцефалона от новой коры является ринальная (fissura rhinalis). Она принадлежит к числу примитивных борозд Капперса, хорошо выраженных у всех млекопитающих, состоит из двух ветвей (f. rhinalis rostralis, f. rhinalis caudalis) и располагается в нижнем отделе боковой поверхности полушария. Самый передний отдел базального риненцефалона занимают обонятельные луковицы (bulbi olfactorii), первичные центры обонятельного анализатора. По относительной величине обонятельных луковиц среди парно-

копытных зубр уступает только кабану. Каждая луковица имеет вид лопасти, сплюснутой в дорсовентральном направлении; внутри нее расположена обширная полость, сообщающаяся с мозговым желудочком посредством канала обонятельного тракта. И полость, и желудочек, как у всех макросматиков, очень обширны. Следует отметить небольшую величину добавочной обонятельной луковицы, в которую предположительно направляются волокна от рецепторов якобсонова органа, воспринимающих запах пищи в ротовой полости. По Никитенко, у зубра, парнокопытных закрытых ландшафтов и тундры плотность расположения и размеры всех нейронов обонятельной луковицы выше, чем у горных и степных форм. От обонятельной луковицы отходят очень мощные обонятельные тракты (tracti olfactorii), разделяющиеся каждый на бóльшую, латеральную, и мéньшую, медиальную, порции, которые связаны соответственно с латеральной и медиальной обонятельными извилинами (gyrus olfactorius lateralis et gyrus olfactorius medialis).

Обширный треугольник, образуемый двумя порциями обонятельного тракта и зрительным трактом, занят передним продырявленным пространством (substantia perforata anterior), принадлежащим к палеокортексу. Передний отдел пространства составляет обонятельный бугорок (tuberculum olfactorium), задний — диагональная связка Брока (ligamentum diagonale). У зубра две эти палеокортикальные структуры различаются очень ясно: мощный обонятельный бугорок покрыт многочисленными мелкими бороздками, а диагональная связка, напротив, имеет гладкую поверхность. Из всех отделов древней коры именно обонятельный бугорок наиболее тесно связан с обонятельной функцией, обнаруживая высокую степень корреляции своей величины с размерами bulbi olfactorii [Филимонов, 1949]. Каудально от диагональной связки располагается крупная пириформная доля (lobus piriformis). На ее вершине лежит небольшая полулунная извилина (gyris semilunaris), относимая к палеокортексу и часто обозначаемая как периамигдалярная формация, поскольку кнутри от нее лежит миндалевидный комплекс (amygdala). Полулунную извилину, лучше выраженную у более старых животных, полукольцом охватывает gyrus ambiens, принадлежащая, как и вся пириформная доля, к межуточной энторинальной коре. Поверхность самой пириформной доли имеет характерный морщинистый или ячеистый вид, столь свойственный некоторым крупным копытным и хищным. Доля рассечена вдоль сагиттальной бороздой (sulcus sagittalis).

Второй большой отдел ринэнцефалона представлен его лимбической частью, состоящей в тесной анатомической связи с главной коммиссурой конечного мозга плацентарных млекопитающих, мозолистым телом (corpus callosum). Лимбическая часть охватывает архикортикальные структуры, почти полностью инвагинированные в глубь бокового желудочка полушария. На медиальной поверхности, под splenum мозолистого тела можно видеть небольшую ретроспленальную часть архикортекса, а также отдел палеокортекса, септум (septum), но основную площадь занимает поясная извилина (gyrus cinguli), лежащая над мозолистым телом.

Она относится к межуточной периархикортикальной формации, разделяющей архикортекс и расположенный выше неокортекс. По Огневу, узор борозд и извилин на медиальной поверхности полушария зубра более сложен, чем у домашнего быка, где борозды и извилины имеют правильное продольное направление и почти не обладают дополнительными ветвями. Наш материал не подтверждает этого (см. рис. 155—157, *г*).

В заключение раздела укажем на немногие анатомические особенности, отличающие мозг бизона (ср. рис. 155 и 156). Конечный мозг имеет бо́льшую ростро-каудальную длину и более широкие лобные отделы, мозжечок заметно шире, а толщина тройничных нервов меньше, чем у зубра. В области риненцефалона лучше выражена складчатость обонятельного бугорка, массивней диагональная связка, очень объемиста полулунная извилина; у старого бизона сагиттальная борозда пириформной доли достигает необычайной глубины. Следует заметить, что обонятельный мозг старых животных (зубров, бизонов и домашних копытных) вообще, на наш взгляд, профилирован сильнее, нежели у молодых особей.

Борозды и извилины новой коры больших полушарий

Каждому отряду млекопитающих свойственна особая схема расположения борозд и извилин неокортекса, которая, будучи отчетливой у мелких представителей, значительно усложнена у крупных видов. В большинстве случаев эта схема, если можно так выразиться, соответствует филогенетическому положению отряда, но прямо не связана с уровнем гистологической дифференцировки коры.

Система борозд, определяющая рельеф неокортекса зубра и бизона, характерна для всех копытных и очень сходна с подобной системой хищных, ластоногих и китообразных. При ее описании мы использовали в основном работу И. Н. Филимонова [1937], где лучше всего изложены принципы гомологии неокортикальных образований и приведена рациональная терминология.

На дорсо-латеральной поверхности важнейшими являются четыре дуговых борозды, расположенные концентрически над сильвиевой щелью (fissura Sylvii). Сама сильвиева щель — столь же древнее образование конечного мозга, как и f. rhinalis. Она начинается на латеральной поверхности от места слияния переднего и заднего отделов f. rhinalis двумя ветвями, охватывающими небольшую дольку, островок Рейля (Insula). Островок и соседняя с ним кора сильвиевой щели принадлежат к припалеокортексу — межуточной формации, разделяющей новую и древнюю кору. У Bison небольшую сильвиеву щель окружают первая и вторая дуговые борозды (эктосильвиева — s. ectosylvius и супрасильвиева — s. suprasylvius), имеющие каждая три отдела: передний, средний и задний. От среднего отдела эктосильвиевой борозды вверх идут одна-две мощные ветви, как бы продолжающие сильвиеву щель; средний отдел супрасильвиевой борозды охватывает эти ветви, располагаясь уже

на дорсальной поверхности. Выше вся теменно-затылочная часть полушария пересечена продольно идущими третьей и четвертой дуговыми бороздами, эктомаргинальной (s. ectomarginalis) и маргинальной (s. marginalis), а на стыке дорсальной и медиальной поверхностей полушария находится маленькая эндомаргинальная борозда (s. endomarginalis), иногда называемая пятой дуговой. Перечисленные борозды разграничивают пять дуговых извилин: I (g. sylvius) — между сильвиевой щелью и эктосильвиевой бороздой, II (g. ectosylvius) — между эктосильвиевой и супрасильвиевой бороздами, III (g. suprasylvius) — между супрасильвиевой и эктомаргинальной бороздами, IV (g. ectomarginalis) — между эктомаргинальной и маргинальной бороздами и, наконец, V (g. marginalis) ограничена маргинальной бороздой и краем полушария.

Рельеф затылочной доли конечного мозга определяется каудальными отделами перечисленных борозд и извилин, а также группой непостоянных борозд, часть которых можно рассматривать как изолированные фрагменты дуговых, а часть следует признать самостоятельными образованиями. К последним, по нашему мнению, принадлежит затылочно-височная борозда (s. occipito-temporalis), расположенная на границе височной и затылочной долей. Во многих случаях она соединяется с каудальными концами эктосильвиевой и эктомаргинальной борозд.

Поверхность лобной доли всех копытных исследована крайне слабо. Наиболее постоянными и легко гомологизируемыми бороздами у Bison здесь являются коронарная (s. coronalis), ансатная (s. ansatus) и поднимающаяся с латеральной на дорсальную поверхность диагональная (s. diagonalis). Кроме того, на латеральной поверхности имеется пресильвиева (s. presylvius), а кпереди от нее — прореальная (s. prorealis) борозды. Присутствие крестовидной борозды (s. cruciatus), столь развитой у хищных, весьма проблематично у Bovidae, хотя во всех рассмотренных случаях на соответствующем месте можно видеть достаточно глубокий ее зачаток. Медиально от коронарной борозды лежит коронарная извилина (g. coronalis), а территорию латерально от коронарной борозды можно рассматривать как орбитальную извилину (g. orbitalis). Область между пресильвиевой бороздой и лобным полюсом известна под названием Prorea, а участок, заключенный между пресильвиевой бороздой и линией, соединяющей концы передних отделов экто- и супрасильвиевых борозд, обозначен по Филимонову, g. reuniens. В лобной доле, как и в затылочной, существуют также крайне непостоянные борозды, весьма варьирующие у разных особей.

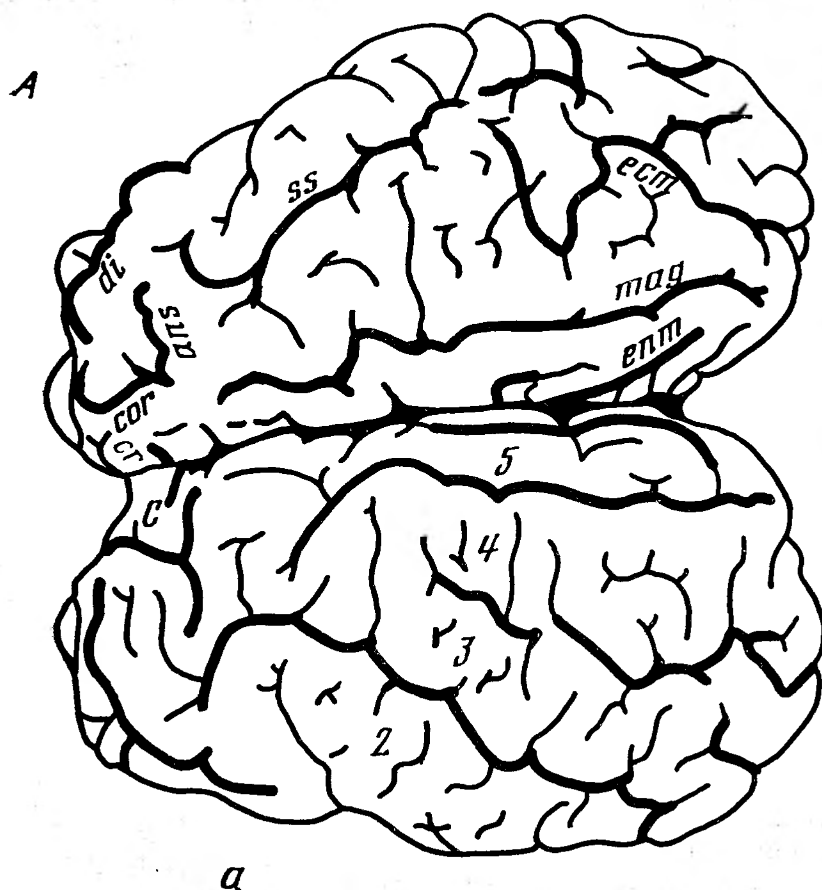
Индивидуальная изменчивость борозд и извилин неокортекса изучалась нами на семи экземплярах мозга зубра: пять — собственный материал, один — по атласу Brauer, Schober (см. табл. 140 атласа этих авторов и рис. 158 настоящей книги), один — по рисункам в работе Огнева. Использовался и мозг бизонов, поскольку рельеф больших полушарий обоих видов не имеет принципиальных отличий.

На рисунках 159—161 представлены схематические прорисовки дорсальной и латеральной поверхностей полушарий пяти зубров и одного

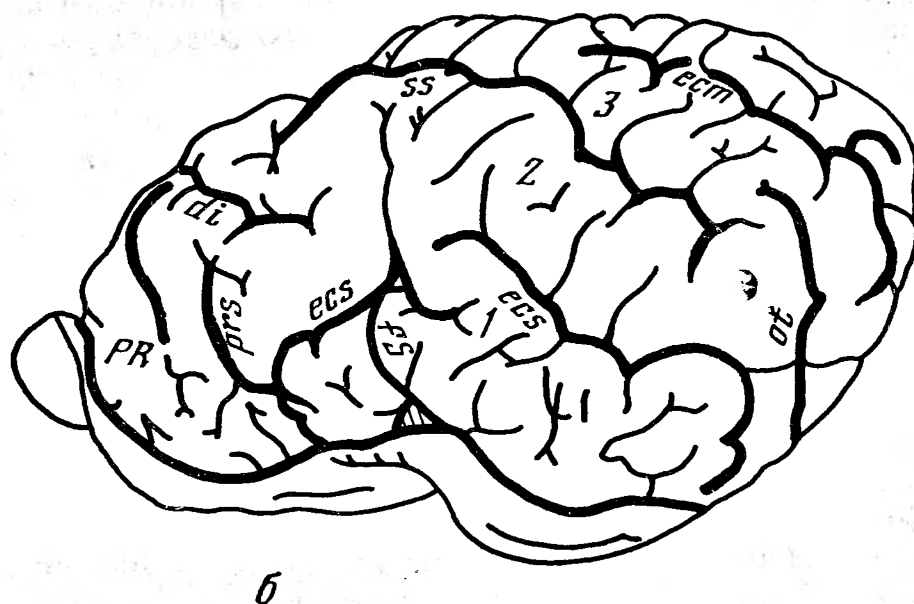
Рис. 159. Головной мозг зубра I (А) и бизона I (Б)

Обозначения те же, что и на рис. 155 и 158. Прорисовка с фотографий

A

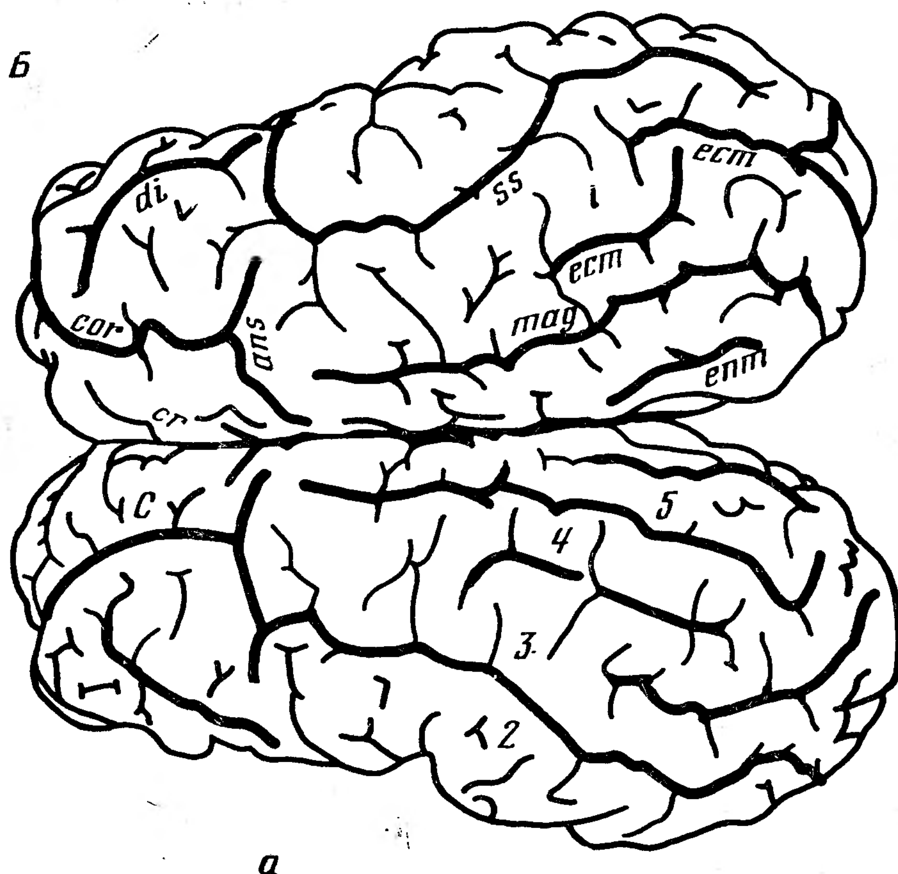


а

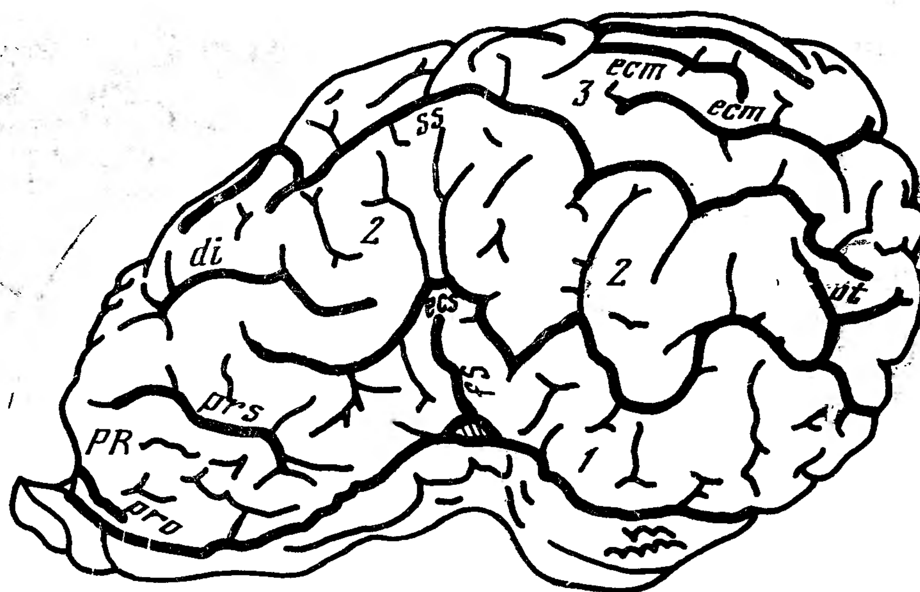


б

Б


di
cor
ans
cr
ss
ecm
ecm
mag
enm
c
5
4
3
2

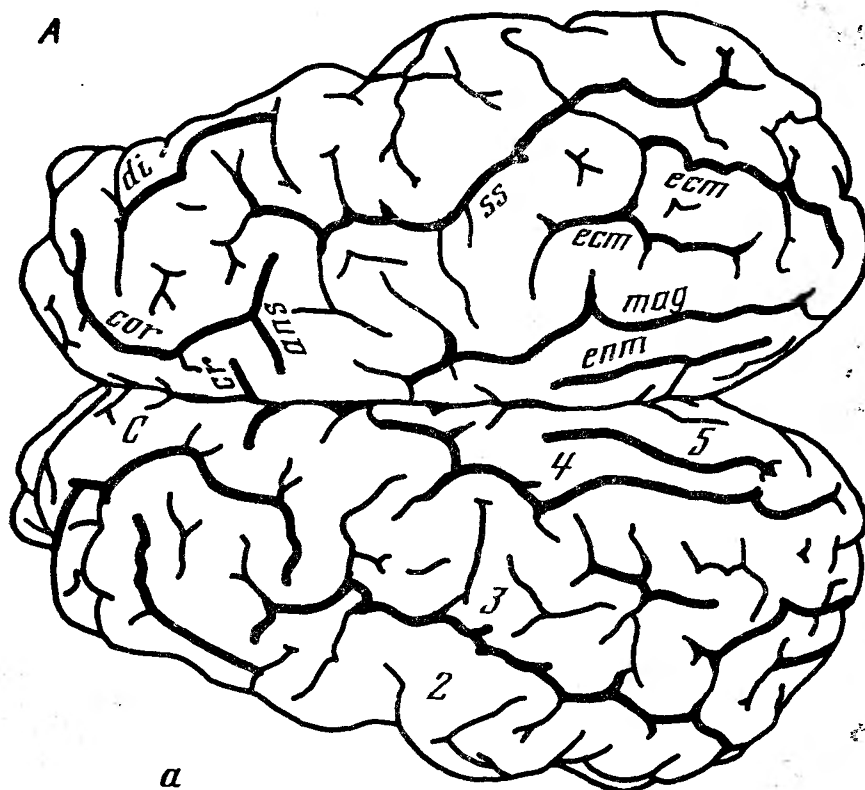
а

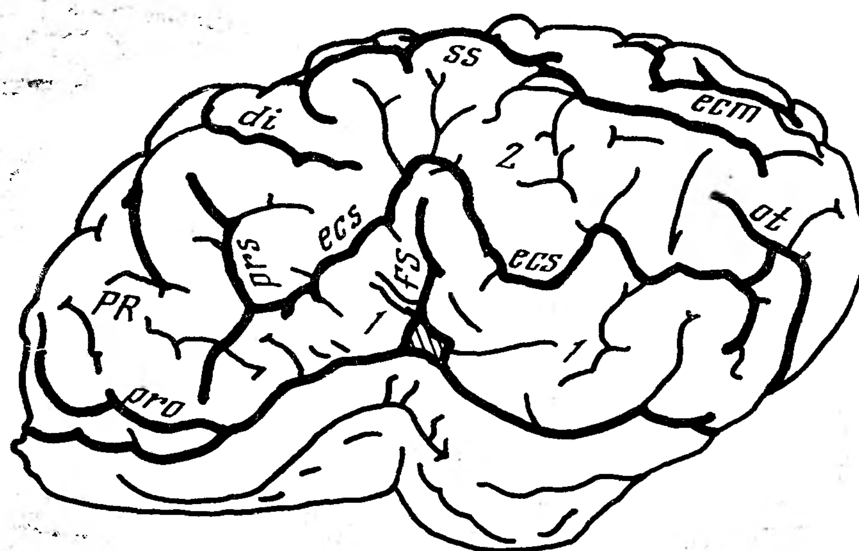

ecm
3
ecm
ss
di
2
2
ecs
pt
fs
prs
PR
pro
1

б

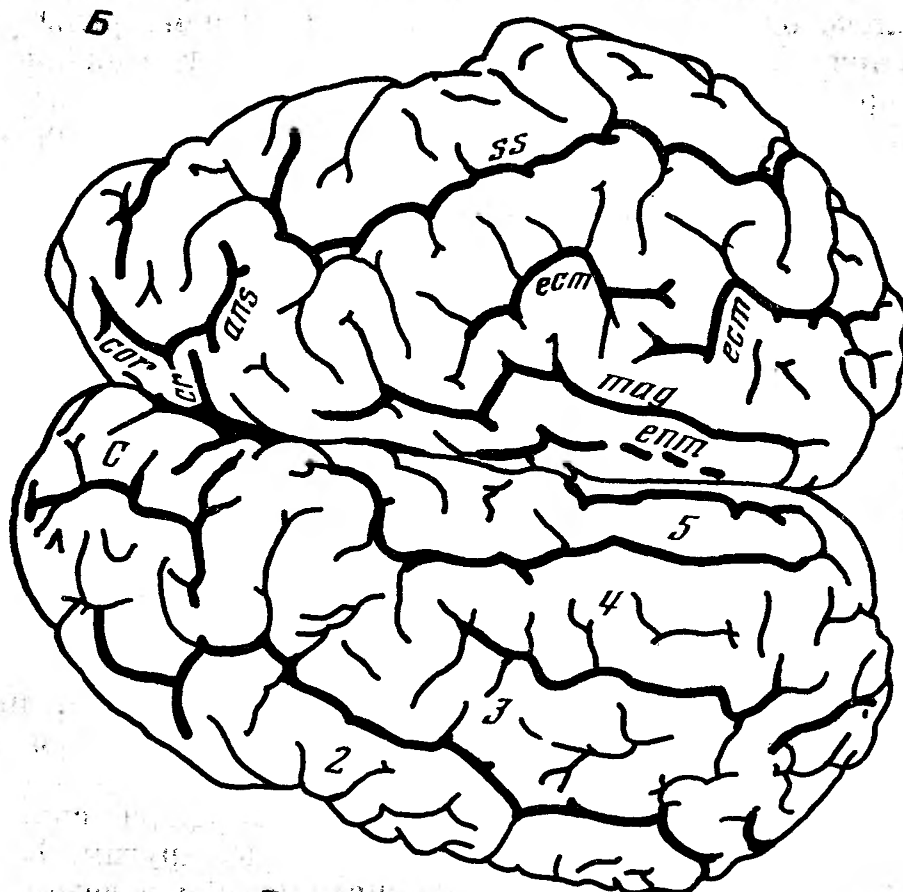
Рис. 160. Головной мозг зубра II (А) и зубра III (Б)

Обозначения те же, что и на рис. 155 и 158. Прорисовка с фотографий

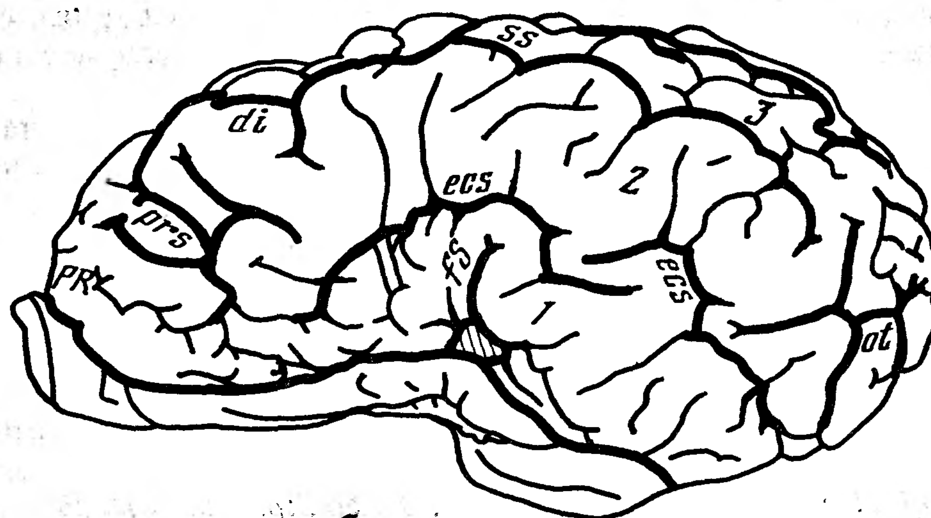




Б



a



б

бизона. Именно на этих поверхностях расположены основные неокортикальные борозды и извилины. В каждом случае для латеральной поверхности выбрано только одно, наиболее интересное по своему рельефу полушарие. Прорисовки делались с фотографий, причем во избежание искажений ход всех борозд контролировался непосредственно на экземплярах мозга. Для четкой демонстрации индивидуальных отклонений мы сочли необходимым выявить и подчеркнуть главные русла борозд (на рис. 158 это сделано, конечно, в какой-то мере предположительно).

Ниже приведена очень краткая характеристика рельефа неокортекса у шести выбранных животных.

Зубр I и бизон I (рис. 159). *Коронарно-ансатный комплекс* резко укорочен в обоих полушариях зубра I, соответственно этому коронарная извилина очень мала, а *диагональная* борозда сдвинута кпереди. У бизона, напротив, комплекс вытянут ростро-каудально, ансатная борозда в левом полушарии сливается с передним отделом супрасильвиевой борозды. И у зубра, и у бизона представлены зачатки *крестовидной* борозды, определяемые нами по их положению.

Маргинальные борозды правого и левого полушарий зубра и бизона непрерывны и длинны. Их передние отделы в мозге зубра расходятся под острым углом, у бизона они параллельны.

Эндомаргинальные борозды зубра несколько асимметричны, правая состоит из двух фрагментов; у бизона эти борозды сплошные и более сходны между собой.

Эктомаргинальная борозда в правом полушарии зубра сплошная, в левом распадается на два участка, лежащих один за другим. В мозге бизона она фрагментирована в обоих полушариях, причем в левом полушарии больший фрагмент расположен почти параллельно двум меньшим, так что создается впечатление удвоения этой борозды.

Супрасильвиева борозда в правом полушарии зубра разделена на два участка, в левом — укороченная и сплошная, но возможно, что *затылочно-височная* борозда в этом случае есть не что иное, как каудальный фрагмент супрасильвиевой. У бизона в двух полушариях супрасильвиева борозда сплошная; в левом она, как отмечалось, слита с ансатной бороздой, а в правом лежит изолированно.

Эктосильвиева борозда зубра разорвана на два отдела: ростральный ее участок сливается с *сильвиевой щелью* и *пресильвиевой* бороздой, каудальный изолирован. У бизона та же борозда сплошная, в каудальном отделе соединена с короткой, но очень глубокой *затылочно-височной* бороздой. Из срединного отдела эктосильвиевой борозды у зубра вверх отходит одна глубокая и длинная ветвь; у бизона их две, и каждая, почти не уступая по глубине основному руслу, раздваивается в верхней трети.

Хорошо видно различие в положении *пресильвиевой* и *прореальной* борозд: несмотря на укорочение коронарно-ансатного комплекса в мозге зубра они менее сдвинуты к лобному полюсу, чем в мозге бизона.

Зубр II и зубр III (рис. 160). *Коронарно-ансатный комплекс* достаточно симметричен у обоих животных, хотя более вытянут в продольном

направлении у зубра II. Закладки *крестовидной* борозды зубра III длинней и глубже.

Маргинальные борозды несколько укорочены (особенно у зубра II) в сравнении с зубром I и тем более с бизоном. Их передние концы направлены к внутренним краям полушарий. В обоих случаях они сплошные и делают резкие изгибы по своему ходу.

Эндомаргинальные борозды зубра II симметричны; у зубра III они лежат несимметрично и правая борозда состоит из четырех изолированных участков.

Эктомаргинальные борозды фрагментированы в правом и левом полушариях обоих зубров. В правом полушарии зубра II отрезки этой борозды располагаются параллельно.

Супрасильвиевы борозды зубра II невелики и изолированы от других борозд. У зубра III левая супрасильвиева борозда соединена с *диагональной* и ее же каудальный фрагмент, вероятно, участвует в образовании сложного комплекса на границе височной и затылочной областей, отмеченного на рисунке символом затылочно-височной борозды.

Эктосильвиева борозда зубра II сплошная, в ростральном отделе слита с *пресильвиевой* бороздой, в каудальном соединена с *затылочно-височной.* У зубра III главное русло борозды изолировано, но разорвано на передний и задний участки. В мозге обоих животных эктосильвиевы борозды имеют мощные ветви, поднимающиеся к дорсальной поверхности; у зубра III они сдвинуты кпереди и идут несколько более наклонно.

Пресильвиева борозда зубра III слита с *диагональной* и, может быть, в этот комплекс включена *прореальная* борозда, тогда как у зубра II последняя лежит отдельно, но очень низко, проходя параллельно переднему отделу f. rhinalis lateralis. Интересно, что в обширной прореальной области зубра II рострально от пресильвиевой борозды расположена еще одна короткая и глубокая борозда. Prorea зубра III, напротив, очень мала.

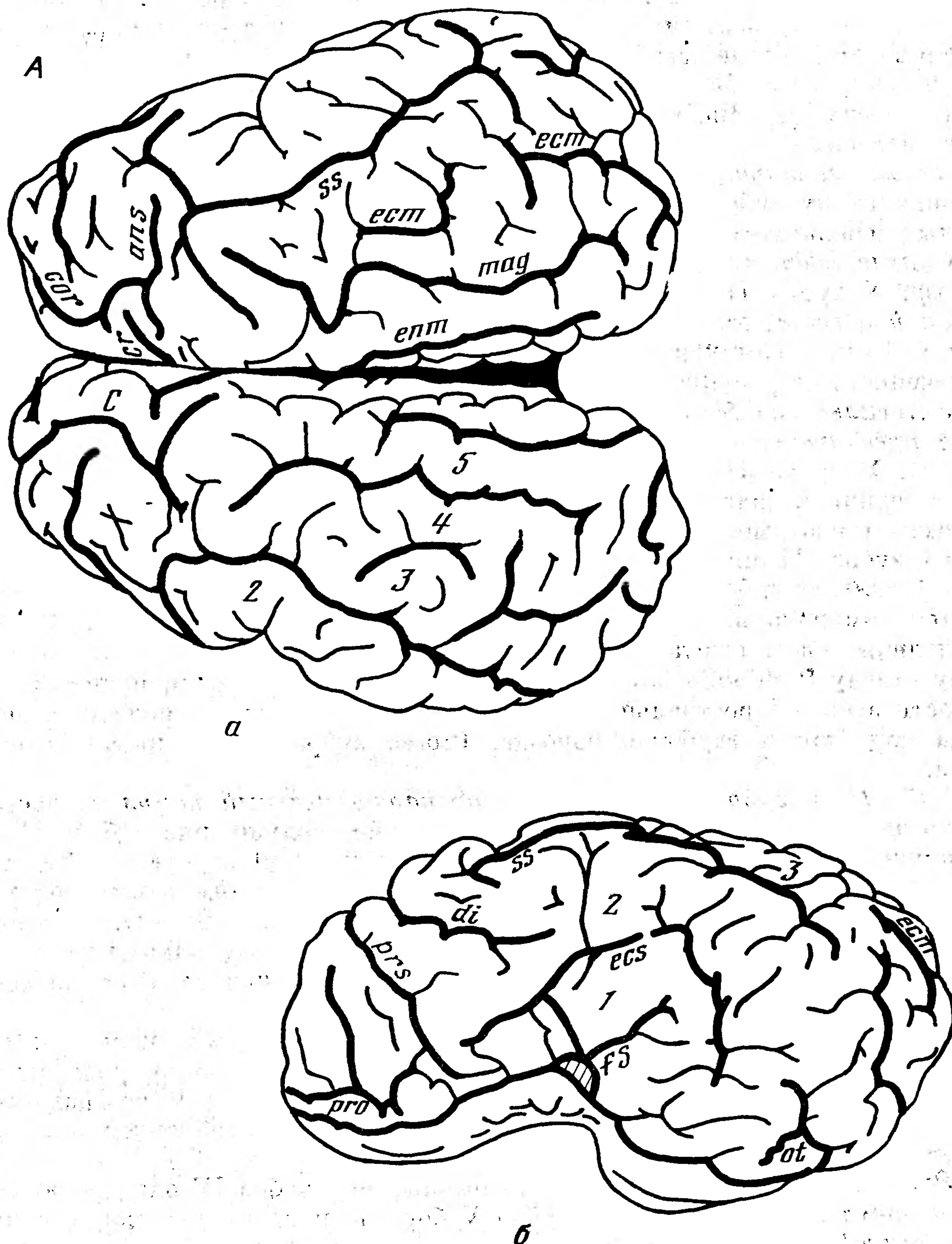
Зубр IV и *зубр V* (рис. 161). *Коронарно-ансатный комплекс* достаточно длинен и симметричен в правом и левом полушариях зубров IV и V, причем у зубра IV ансатная борозда столь же длинна, как и у бизона. Расположение зачатков *крестовидной* борозды одинаково асимметрично. В обоих полушариях зубра V кпереди от них лежат короткие, но очень глубокие закладки, которые трудно гомологизировать с какими-либо бороздами других животных; в мозге зубра IV подобная закладка наблюдается на самом лобном полюсе левого полушария.

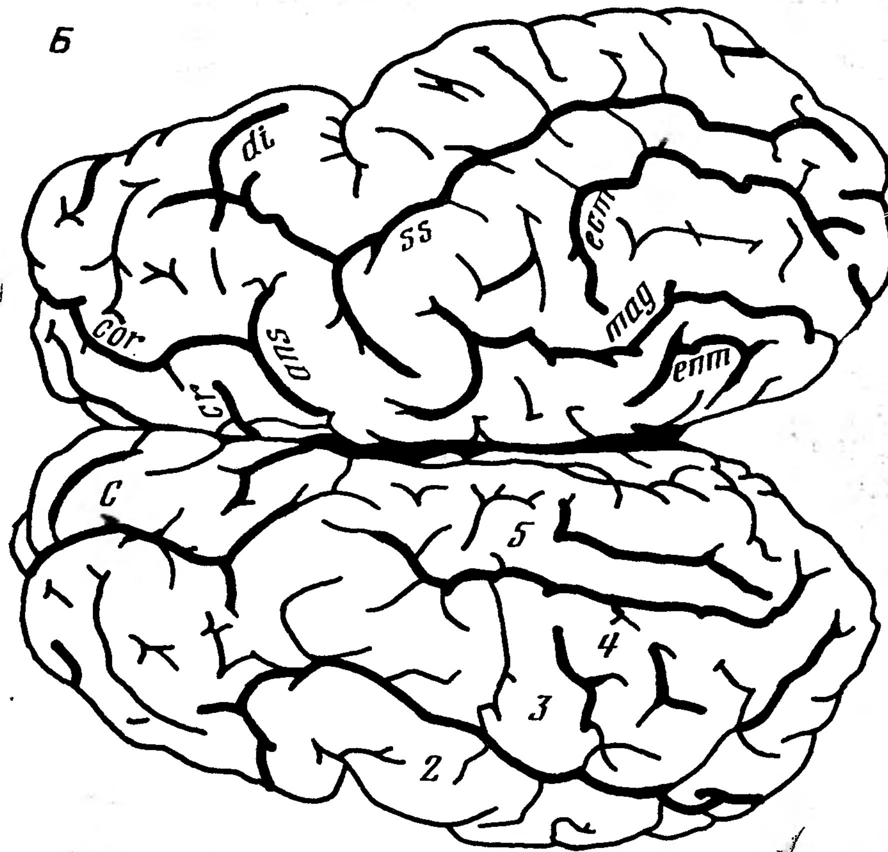
Маргинальные борозды непрерывны и изолированы в правом и левом полушариях обоих зубров. У зубра IV их ростральные концы расходятся почти под прямым углом, а в правом полушарии зубра V ростральный отдел этой борозды образует петлю, зеркальную по отношению к петле ансатной борозды.

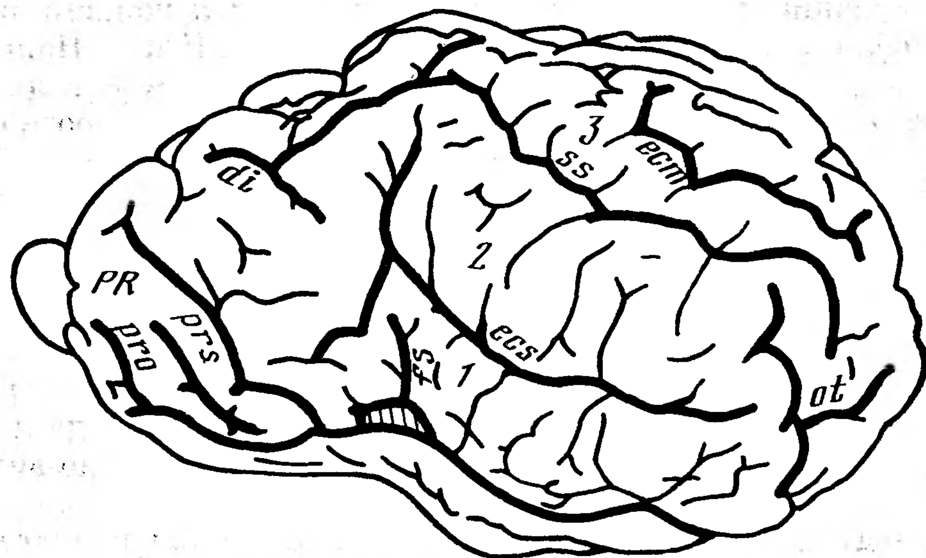
Эндомаргинальные борозды непрерывны, но у зубра IV они протяженны и почти симметричны, а у зубра V борозда правого полушария сильно изогнута.

Рис. 161. Головной мозг зубра IV (А) и зубра V (Б)

Обозначения те же, что и на рис. 155 и 158. Прорисовка с фотографий




Б
di
ss
ecm
cor
sup
mag
enm
cr
c
5
4
3
2
a


di
3
ss
ecm
2
PR
prs
pro
ecs
fs
1
ot
б

Эктомаргинальные борозды везде фрагментированы; у зубра V обе они представлены даже целой системой фрагментов, среди которых нелегко выделить те, что соответствуют главному руслу. Из-за поперечного расположения фрагментов в левом полушарии зубра V трудно установить четкую границу между дуговыми извилинами 3 и 4.

Супрасильвиевы борозды в левых полушариях по своей конфигурации и протяженности не представляют никаких особых отклонений. У зубра IV левая борозда полностью изолирована, и можно думать, что ее наиболее каудальная часть входит в состав *затылочно-височной борозды;* у зубра V передний отдел супрасильвиевой борозды соединен с *диагональной.* В правых полушариях конфигурация супрасильвиевых борозд отличается рядом особенностей. У зубра IV передний отдел это борозды слит с диагональной и помимо этого резко загибается к внутреннему краю полушария, так, что образует петлю, в которую входит ростральный конец маргинальной борозды. Каудальный же отдел супрасильвиевой борозды раздвоен, и обе ветви направлены в противоположные стороны. У зубра V передний отдел этой борозды также раздвоен: нижняя ветвь соединена с короткой диагональной бороздой, а верхняя входит в петлю, образованную необычно изогнутым передним концом маргинальной борозды.

Эктосильвиева борозда зубра IV разбита на три отдела, причем каудальный несколько сдвинут кверху и раздвоен. От среднего отдела борозды у обоих животных вверх отходит мощная ветвь; у зубра V она настолько глубока, что обозначена, как и основное русло, точками. Передний участок эктосильвиевой борозды зубра IV сливается с одной из двух верхних ветвей сильвиевой щели.

Пресильвиева борозда обоих животных очень протяженна, у зубра V она впадает в f. rhinalis lateralis. *Прореальная борозда* зубра IV заметно усложнена, а у зубра V как бы удвоена.

Вариации строения сильвиевой щели и лежащего на ее дне островка Рейля специально изучались Огневым [1926]. Наш материал также демонстрирует разнообразие формы и протяженности этой древней борозды конечного мозга и сложность топографических соотношений с другими бороздами латеральной поверхности полушарий.

Анализ длины и конфигурации борозд неокортекса позволяет заключить, что вариабельность рельефа больших полушарий у Bison определяют следующие факторы.

1. Наличие у борозд, особенно дуговых, богатой и весьма изменчивой системы ветвей, порой по глубине не уступающих основному руслу.

2. Разделение дуговых борозд на фрагменты, что прежде всего относится к эктомаргинальной и эктосильвиевой бороздам; возможно, часть супрасильвиевой борозды входит в состав затылочно-височной, очевидно, имеющей сложное, составное происхождение.

Следует отметить, что коронарная, ансатная и диагональная борозды всегда представлены одним руслом, не имеющим длинных ветвей и не распадающимся на фрагменты.

3. Слияние борозд. Коронарная и ансатная борозды у всех экземпляров в обоих полушариях образуют единый комплекс; далее, очень часто супрасильвиева борозда сливается с диагональной, а эктосильвиева объединена с затылочно-височной своим каудальным концом и с пресильвиевой — ростральным.

4. Соединение борозд анастомозами. Маргинальная борозда иногда соединяется таким способом с эндомаргинальной (оба полушария зубра III) и эктомаргинальной (правые полушария зубра IV и бизона I), а фрагменты последней — с супрасильвиевой (правые и левые полушария зубров II, IV и V, левое полушарие зубра III), затылочно-височной (зубр III) и дополнительными бороздами затылочной области. Эктосильвиева борозда соединена анастомозами с затылочно-височной (зубры I, II, III и бизон-I) и f. rhinalis lateralis (зубры IV и V), пресильвиева — с прореальной (зубр IV).

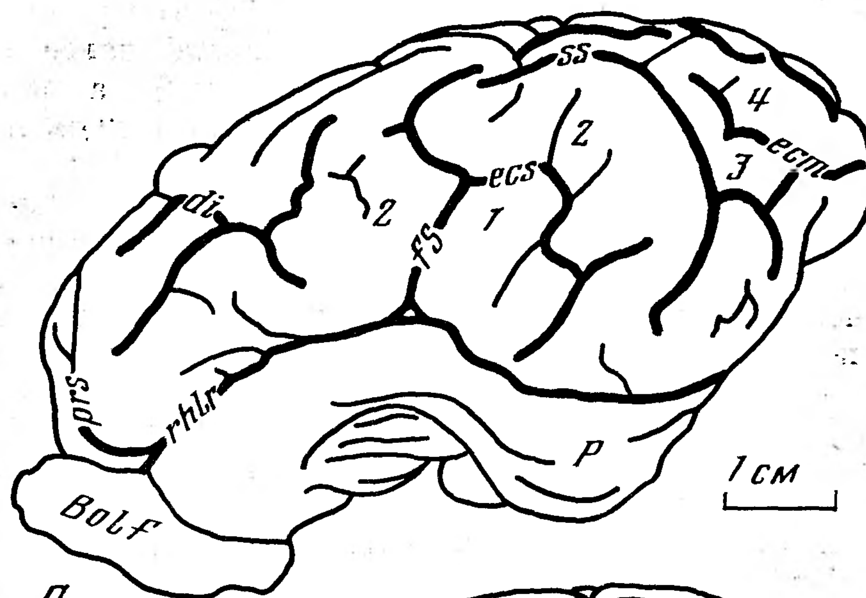
5. Непостоянная выраженность и большая изменчивость рисунка дополнительных борозд лобной и затылочной областей.

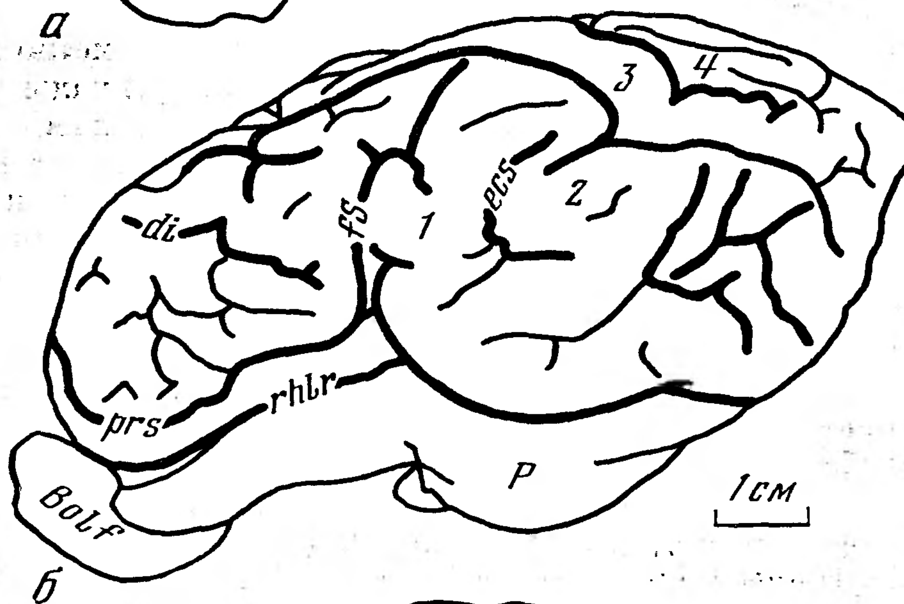
6. Вариации протяженности всех борозд. Особенно заметно в ряде случаев укорочение коронарно-ансатного комплекса и маргинальной борозды.

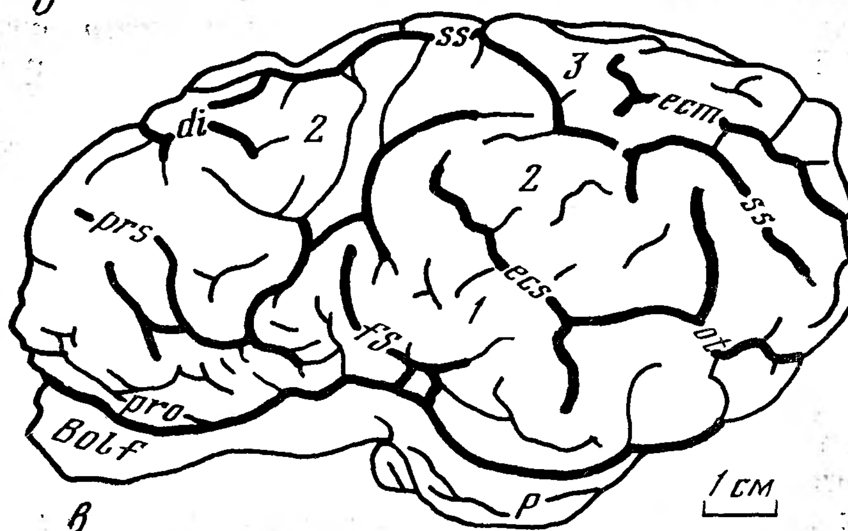
Как можно видеть, индивидуальная изменчивость рельефа неокортекса Bison очень значительна и, вполне вероятно, перекрывает видовые отличия по этому признаку между зубром и бизоном. Большой интерес также представляет несомненная разница борозд и извилин правого и левого полушариев в каждом экземпляре мозга. Оба типа изменчивости в определенной мере связаны с вариабельностью границ цитоархитектонических полей, что было установлено многими авторами на мозге человека. Однако индивидуальная (внутривидовая) и межполушарная изменчивость хорошо исследованы только у человека и некоторых приматов, но крайне слабо, большей частью лишь косвенно, затронуты в литературе по центральной нервной системе других животных. Индивидуальные вариации некоторых борозд описаны у собак [Филимонов, 1937], а о том, что они свойственны всем, даже низко организованным млекопитающим, свидетельствует специальное изучение конечного мозга шерстокрылов [Hackethal, 1975]. На нашем материале наиболее заметна вариабельность лобной и затылочной областей как у разных особей, так и в правом и левом полушариях одной особи. В этом же плане самой изменчивой из дуговых борозд является эктомаргинальная, а самым устойчивым — коронарно-ансатный комплекс. К сожалению, отсутствие литературы по закономерностям изменчивости борозд и извилин в мозге субприматов не позволяет провести углубленный анализ полученного материала.

* * *

В заключение отметим следующее. На первый взгляд, рельеф конечного мозга Bison выглядит сложнее, чем у представителей не только Bovidae, но и многих других копытных и хищных. Создается впечатление, что среди этих животных одни непарнокопытные и, пожалуй, еще верблюды не уступают и даже превосходят Bison по профилированности


ss
4
ecm
3
2
ecs
di
2
fs
1
prs
rhlr
P
1 см
Bolf
a


3
4
ecs
2
di
fs
1
rhlr
prs
P
1 см
Bolf
б


ss
3
ecm
di
2
2
ss
prs
ecs
1
fs
ot
pro
Bolf
P
1 см
в

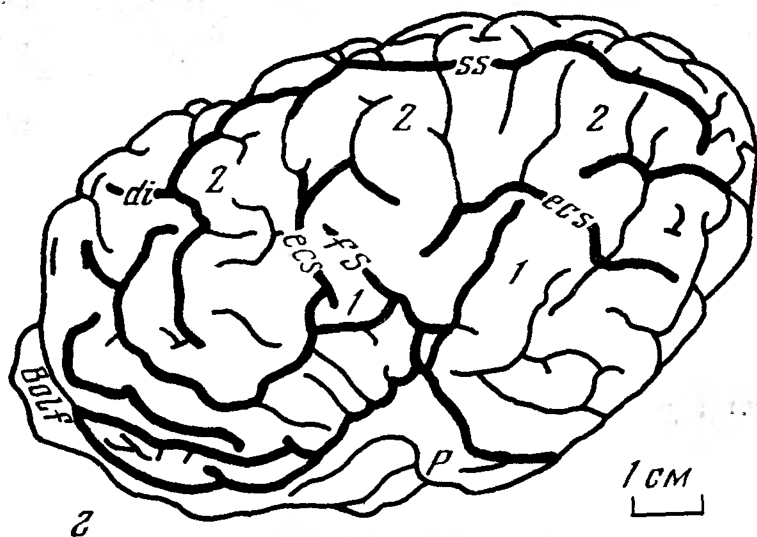
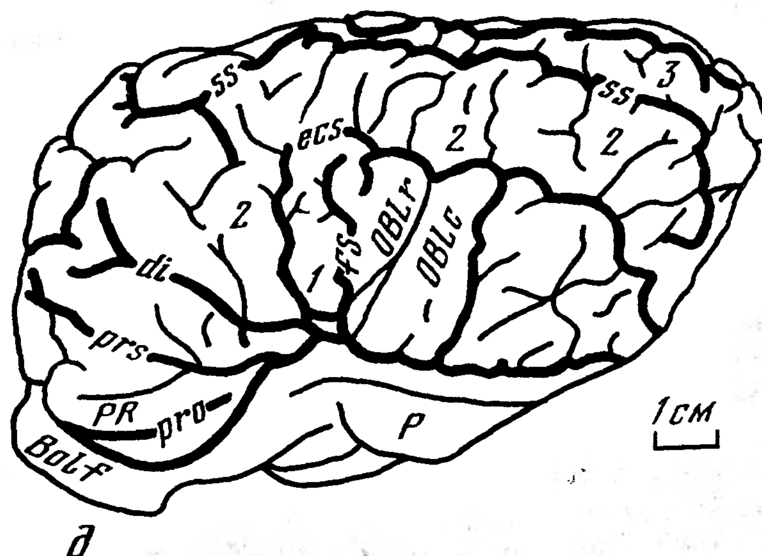
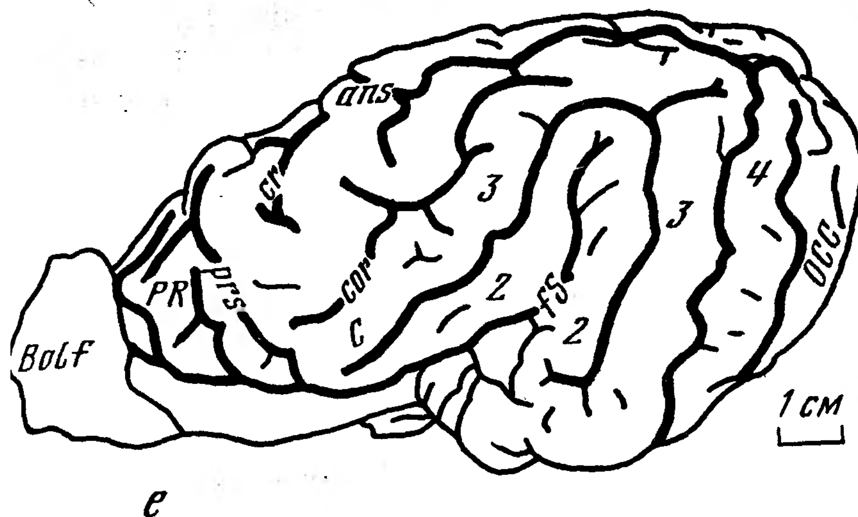


Рис. 162. *Развитие сильвиевой щели и дуговых борозд неокортекса у некоторых копытных, мозоленогих и хищных. Представлена латеральная поверхность конечного мозга*

Список условных сокращений приведен в тексте, с. 335
а — европейский кабан;
б — нильгау;
в — зубр;
г — двугорбый верблюд;
д — домашняя лошадь;
е — белый медведь;
[по Brauer, Schober, 1970, с дополнениями и некоторыми изменениями]. Обозначения см. на рис. 158 и в тексте гл. 9





неокортекса (рис. 162). Но, если принять во внимание критерии анатомического усложнения коры, выработанные сравнительной нейроморфологией, то следует признать, что конечный мозг Bison обладает «поверхностной» сложностью: и у зубра, и у бизона отсутствует такой прогрессивный признак развития новой коры, как височная оперкуляризация. В процессе оперкуляризации межуточный перипалеокортекс островка Рейля закрывается массами разрастающегося неокортекса дуговых извилин, инвагинирующих в глубину сильвиевой щели и отодвигающих островок внутрь боковой поверхности полушария. Нужно указать, что височная оперкуляризация не отмечена для большинства парнокопытных и хищных. В этих отрядах она в частичной форме свойственна свиньям (инвагинирует передний отдел I дуговой извилины, см. рис. 162, *а*) и в более полной — куньим и медведям (полностью инвагинирует I дуговая извилина — см. рис. 162, *е*).

Весьма обширна оперкуляризация у близких к высшим хищным ластоногих (инвагинация всей I дуговой, а иногда и переднего отдела II дуговой извилин), но в самой полной форме она выявлена у высших обезьян и человека [Филимонов, 1937].

Отсутствие operculum над островком Рейля не позволяет считать сильвиеву щель зубра и бизона гомологичной этой структуре приматов, высших хищных, ластоногих и отчасти даже свиней. По Филимонову, для нее следует употреблять термин fissura pseudosylvia и считать равноценной f. rhinalis lateralis — лишь у приматов можно говорить об истинной fissura Sylvii.

Среди парнокопытных, в целом обладающих сильно профилированным конечным мозгом, зубр и бизон выделяются заметным усложнением общей схемы борозд и извилин. Это усложнение является результатом сильного развития системы ветвей у дуговых борозд и возникновения группы непостоянных дополнительных борозд в лобной и затылочной областях полушарий. Помимо Bison подобный принцип усиления рельефа больших полушарий без инвагинации дуговых извилин характерен для верблюдов, лошадей, китообразных, в особенности дельфинов. Весьма возможно, что у этих млекопитающих мы имеем дело с другим способом увеличения площади неокортекса, нежели у хищных, ластоногих и приматов. Разрастаясь, поверхность коры дуговых извилин не вворачивается внутрь сильвиевой щели, а многократно «складывается» за счет образования вторичных, третичных, а порой и четвертичных борозд. У дельфинов это явление достигает максимума и, сопрягаясь с некоторыми особенностями, вызывает резкий перегиб (курватуру) полушарий, что вместе с необычайной избороржденностью придает столь специфический вид мозгу. Неокортекс зубра и бизона стоит на первой ступени подобного усложнения, когда исходный рисунок борозд и извилин еще достаточно легко проследить.

Первые результаты позволяют думать, что дальнейшее изучение организации неокортекса Bison в сравнении с разнообразными видами парнокопытных и представителей других отрядов разрешит более основательно

рассмотреть пути прогресса конечного мозга млекопитающих и, может быть, изменить или дополнить критерии анатомической сложности коры, установленные на мозге хищных и приматов.

Цитоархитектоника новой коры зубра

рис. 163—164)

Для изучения цитоархитектоники были вырезаны пробы из четырех областей неокортекса зубра II. Основное внимание уделялось оценке развития отдельных слоев и соотношению трех корковых зон: филогенетически самой молодой верхней (II—IV слои), средней (V слой) и нижней, объединяющей наиболее древние слои VI и VII. Результаты измерений приведены в таблице.

Кора теменной области характеризуется наибольшей шириной (2,10 мм) и достаточно резкой границей с белым веществом, в котором рассеяны одиночные крупные сильно окрашенные клетки, вытянутые по ходу волокнистых пучков. Подразделение коры на семь слоев достаточно четкое; радиальная исчерченность хорошо выражена в слоях IV—VII. Верхней зоне коры свойственна особая мелкоклеточность и нечеткость границы между II и III слоями. Преобладающая форма нейронов II слоя — пирамидная и веретенообразная, III слой, довольно монотонный по клеточному составу, содержит крупные пирамидные элементы, а редкоклеточность его нижнего отдела определяет четкость границы с самым мелко- и густоклеточным IV слоем. В V слое радиальная исчерченность выражена лучше всего; этот слой делится на два подслоя: в верхнем лежат крупные пирамидные нейроны, нижний содержит внутреннюю полоску Беллярже. Слои VI и VII достаточно обширны и легко

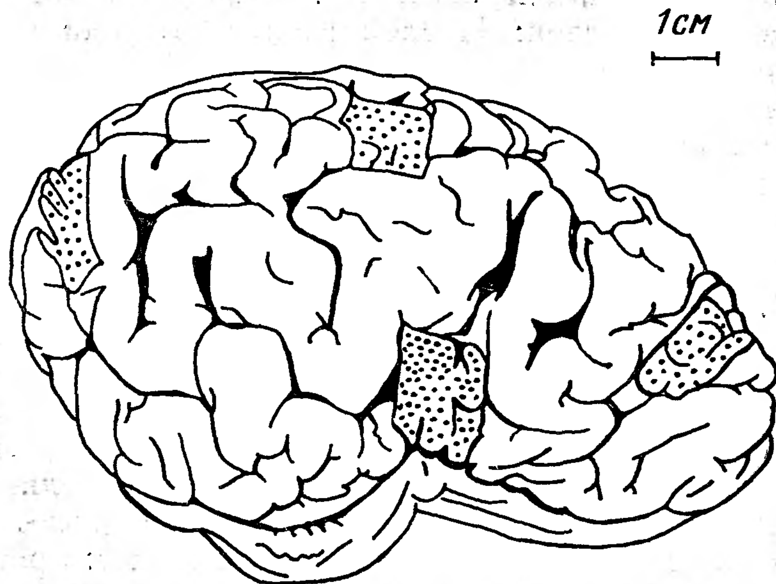


Рис. 163. Схема расположения проб, взятых для изучения цитоархитектоники неокортекса. Правое полушарие мозга зубра-II

Рис. 164. Неокортекс зубра

Метод Ниссля, ув. при съемке × 40

а и *в* — теменная; *б* — лобная области;

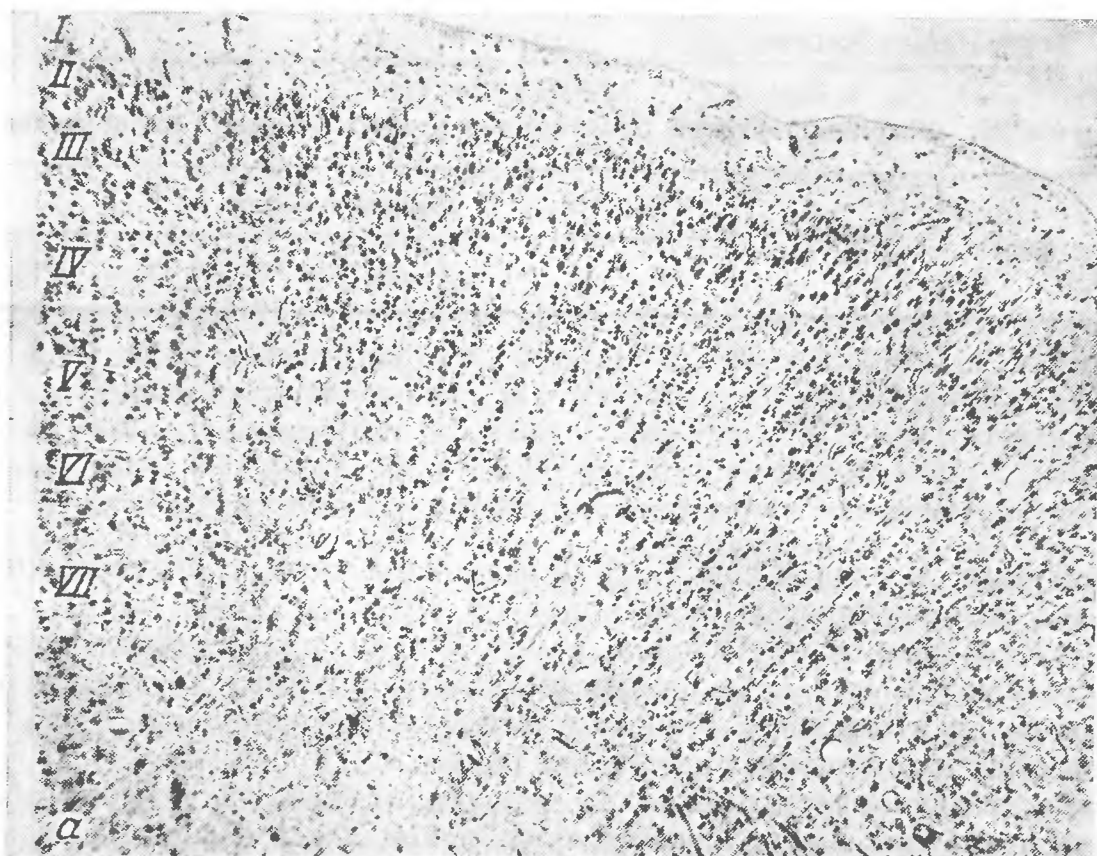
I—VII — слои коры. Интересно, что слой IV как оформленная цитоархитектоническая единица в участке лобной коры отсутствует, и, напротив, этот слой прекрасно выражен в двух участках теменной коры

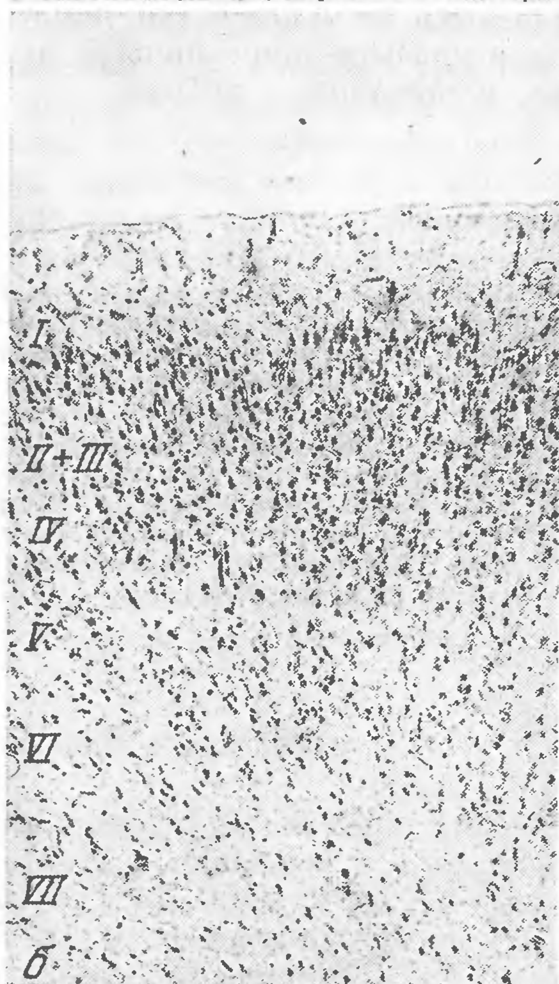
различаются по клеточному составу — в первом нейроны расположены плотнее и имеют более округлую форму, чем во втором. Процентное соотношение I слоя, верхней, средней и нижней зон теменной коры равно 13 : 34 : 20 : 33.

Ширина коры затылочной области примерно 1,75 мм. Ее характерной чертой является очень сильная радиальная исчерченность, затрудняющая выделение III, IV, V слоев. В этих слоях клетки обычно выстраиваются правильными вертикальными колонками между проходящими мощными пучками волокон. В слоях II и VI—VII радиальная исчерченность выступает не столь ярко. Преобладающая форма клеток верхней и средней корковых зон — пирамидная, причем слои III, IV, V обладают пирамидами примерно одинаковых размеров, и слой IV не выделяется своей мелкоклеточностью. Слой V содержит одиночные крупные пирамидные нейроны, в нем много также округлых клеток. Процентное соотношение I слоя, верхней, средней и нижней корковых зон равно 16 : 36 : 22 : 28.

Ширина коры височной области составляет 1,75 мм, из них 25% занимает I слой. Переход к белому веществу резкий; оно, как и в теменной коре, содержит одиночные крупные вытянутые нейроны. Радиальная исчерченность прослеживается до второго слоя; выражены наружная и внутренняя полоски Белляржe. По сравнению с теменной корой, верхняя зона характеризуется заметно более крупными и округлыми, реже расположенными клетками. Слой I по интенсивности окраски делится на два подслоя; II слой выделяется как небольшое сгущение в пограничной области верхней зоны с I слоем. Слой III содержит много пирамид с округлыми очертаниями тела. IV слой, как и II, выявляется в виде небольшого сгущения в глубоких отделах III слоя и содержит слабо выраженную полоску Белляржe. Слой V делится на два подслоя, в нижнем — очень мощная внутренняя полоска Белляржe, в верхнем — крупные пирамидные клетки, часто расположенные гнездами. Слои VI и VII небольшие и плохо отделены один от другого. Соответствующее процентное соотношение в этой области — 25 : 38 : 21 : 16.

Лобная кора — наиболее простая в цитоархитектоническом отношении область неокортекса. Ее ширина колеблется в пределах 1,54—1,82 мм. Переход к белому веществу постепенный, зернистые слои выражены плохо, особенно II слой. Он выделяется как узкая полоса ярко окрашенных клеток, лежащих более тесно, чем в III слое. Последний содержит наибольшее количество клеток правильной пирамидной формы. Элементы, свойственные IV слою, вкраплены в нижний этаж III слоя и


I
II
III
IV
V
VI
VII
а


I
II+III
IV
V
VI
VII
б

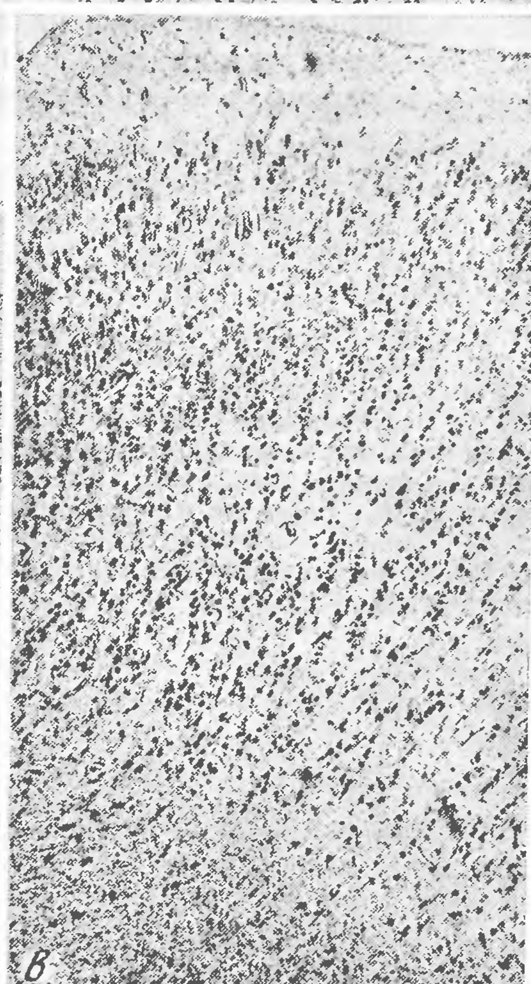

в

Таблица 29. Ширина корковой пластинки в разных областях неокортекса зубра

Область коры	Ширина коры, мм	Ширина слоев, %						
		I	II	III	IV	V	VI	VII
Теменная	2,10	13	5	17	12	20	9	24
Височная	1,75	25	5	33		21	16	
Затылочная	1,75	16	12	16	8	22	14	14
Лобная	1,59–1,82	15	7,5	11	7,5	18	14	27

верхний этаж V слоя. Слои V—VII редкоклеточные, с более нежной радиальной исчерченностью, чем в других областях новой коры. Слой V очень плохо отделен от VI слоя, в нем больше пирамидных форм, причем встречаются одиночные сильно вытянутые крупные клетки. Слои VI—VII содержат в основном округлые нейроны. Соотношение I слоя верхней, средней и нижней корковых зон равно 15 : 26 : 18 : 41.

Цитоархитектонический анализ небольших проб из четырех областей неокортекса зубра выявил особенности новой коры Bison. Прежде всего у зубра основные области коры различаются не менее четко, чем у канид и фелид. Цитоархитектонически самыми дифференцированными выглядят теменная и затылочная кора, наиболее монотонной — лобная.

Литература

Никитенко М. Ф., Володько Я. Т., Звездина Л. Ф., Лешко А. А. Головной мозг парнокопытных. Минск, 1970.

Огнев И. Ф. Исследование мозга зубра.— Мемуары зоол. отд. О-ва любит. естеств., антропол. и этногр., вып. 1. М., 1926.

Филимонов И. Н. Борозды и извилины большого мозга млекопитающих.— В кн.: Атлас большого мозга человека и животных. М., 1937.

Филимонов И. Н. Сравнительная анатомия коры большого мозга млекопитающих. Палеокортекс, архикортекс и межуточная кора. М., 1949.

Brauer K., Schober W. Katalog der Säugetiergehirne. Jena: Verl. VEB, 1970.

Hackethal H. Morphologische Untersuchungen am Hirn von Cinocephalus variegatus (Mammalia, Dermoptera).— Zool. Anz., 1975, 194, N 1/2.

Глава седьмая

Морфология начальных звеньев центрального слухового пути зубра

Литературные сведения о степени развития и взаимодействии сенсорных систем копытных крайне скудны, причем в основном они являются результатом полевых экологических и этологических наблюдений, а не специальных исследований морфологов и физиологов. Отсутствие общего представления о структуре чувствительных образований мозга копытных делает практически невозможным полноценный морфо-экологический анализ любой сенсорной системы у любого представителя отряда. Тем не менее в настоящей работе мы попытались качественно и количественно охарактеризовать строение первичных и вторичных слуховых отделов мозга зубра, основываясь на принципах организации этих образований у животных с различной функциональной направленностью слуха — таких, как рукокрылые, хищные, дельфины, приматы [Lorente de Nó, 1933; Зворыкин, 1963; Osen, Jansen, 1965; Hall, 1969; Богословская, 1970, 1974; Moore, Moore, 1971; Петелина 1974; Baron, 1974; и др.]. Выбор для изучения указанных слуховых звеньев был продиктован двумя соображениями. Во-первых, в мозге адаптивные явления ярче и отчетливей выступают именно на низших уровнях специфических систем, наиболее обособленных от воздействия других сенсорных и ассоциативных отделов. Во-вторых, на начальные слуховые образования падает максимальная нагрузка по оценке всех физических параметров акустических сигналов и бинауральному сличению звуков, а последняя функция считается основной при локализации источника звуков в пространстве.

Цитоархитектоника кохлеарного и верхнеоливарного комплексов (соответственно первый и второй уровни центрального слухового пути) изучалась на фронтальной серии срезов мозга чистопородного взрослого самца зубра. Срезы толщиной в 20 мкм окрашивались крезил-виолеттом по Нисслю. В колхлеарных ядрах, медиальной и латеральной верхних оливах подсчитано количество крупных и средних нервных клеток диаметром не менее 14 мкм. Для сравнения помимо литературных данных использованы результаты подсчетов тех же элементов кохлеарного комплекса европейского ежа, рыжей вечерницы и домашней кошки, полученные совместно с Т. С. Рязановой.

Кохлеарный комплекс

Этот отдел слуховой системы (рис. 165—169) по уровню переключения соответствует обонятельным луковицам и нервным слоям сетчатки, но, как отмечал еще Лоренте до Но [Lorente de Nó, 1933], устроен намного сложнее их, поскольку состоит из трех ядер различной структуры и разного эволюционного возраста.

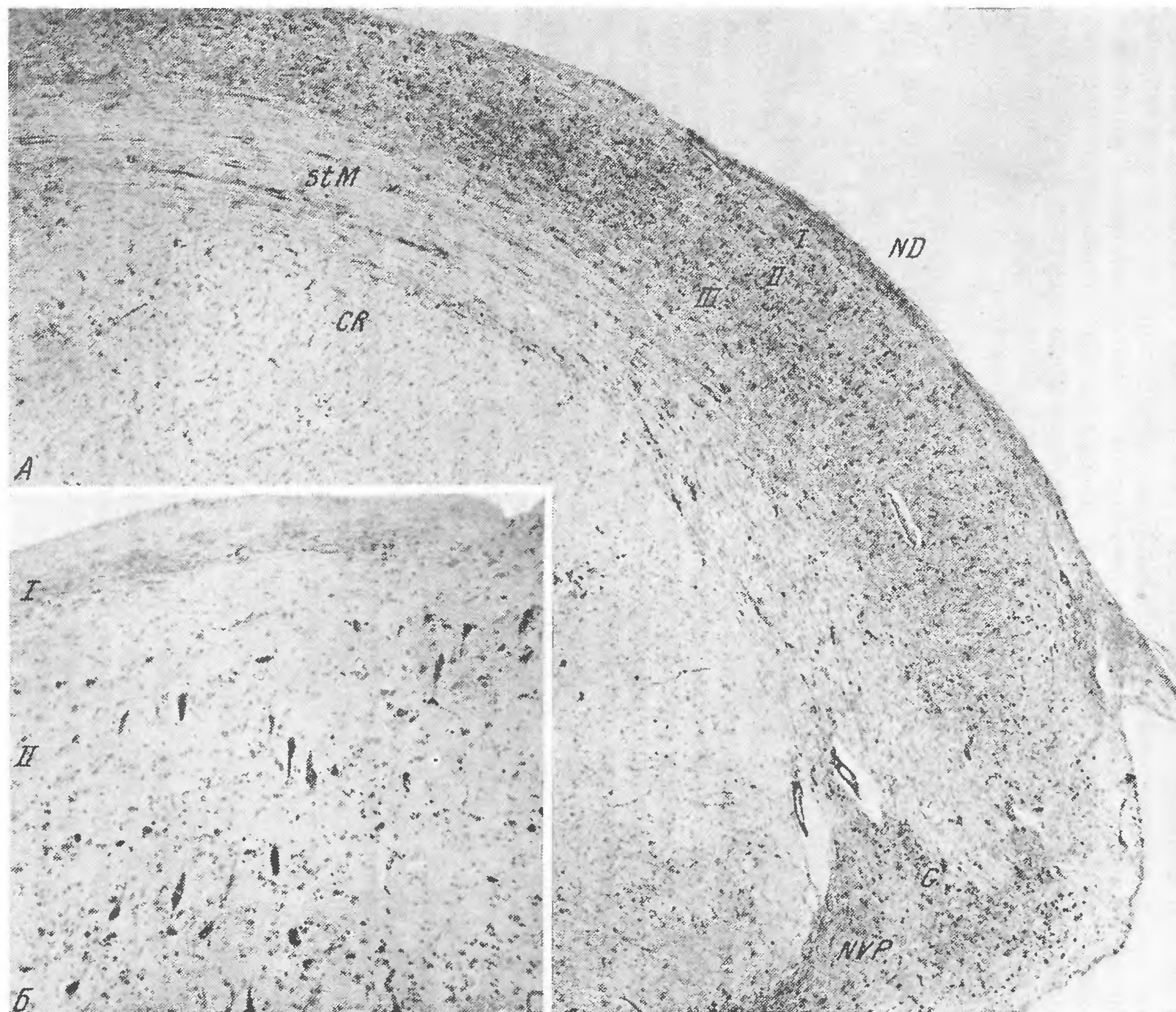


Рис. 165. Кохлеарный комплекс зубра на расстоянии 2 мм от его каудального полюса

Метод Ниссля, ув. при съемке:
А — ×25
Б — ×100
А — *ND* — дорсальное ядро (*I*— *III*— его слои);
stM — полоска Монакова;
G — зернистая капсула;
NVP— заднее вентральное ядро;
CR — веревчатое тело;
Б — участок *ND*, видны крупные длинноаксонные веретеновидные клетки и тангенциальная система волокон слоя I

У зубра, как у козы [Fuse, 1913] и северного оленя [Зворыкин, 1963], большой по объему кохлеарный комплекс формирует заметное автономное образование на дорсолатеральной поверхности продолговатого мозга, в области его перехода в варолиев мост. Внутренняя поверхность кохлеарного комплекса граничит с латеральными волокнистыми структурами продолговатого мозга, наружная обращена к флоккулярной доле, древней части мозжечка. В каудальных отделах комплекс соединен с этой долей эпендимной связкой, а в средних и ростральных отделах срастается с ее внутренним лепестком.

Цитоархитектонический анализ показал, что размеры кохлеарного комплекса в первую очередь определяются дорсальным кохлеарным ядром (*ND*), имеющим слоистое строение. Два вентральных кохлеарных ядра, переднее (*NVA*) и заднее (*NVP*), весьма значительны по своей величине, но каждое в отдельности уступает дорзальному. Ростро-каудальная длина, измеренная с учетом сжатия мозгового ствола при гистологической обработке, составляет для всего комплекса 9,5 мм, для *ND* — 5,75 мм, *NVA* — 4,5 мм, *NVP* — 3,4 мм; кроме того, между передним и задним вентральными ядрами расположена переходная структура длиной 1,75 мм, которая соответствует промежуточному ядру (*NVI*) хищных и грызунов. Помимо упомянутых ядер в области срастания кохлеарного комплекса с флоккулярной долей мозжечка нами обнаружено дополнительное образование длиной 1,37 мм, не отмеченное исследователями у других животных. Его описание будет приведено ниже.

Особо следует остановиться на хорошо выраженной у зубра зернистой капсуле (*G*). Она представляет собой межядерное скопление зернистых клеток, самых миниатюрных нервных элементов мозга позвоночных. Отростки зернистой капсулы отделяют *ND* от вентральных ядер и покрывают латеральную поверхность последних и частично *ND*. Большое количество одиночных зернистых нейронов и близких к ним форм рассеяно в самих кохлеарных ядрах, особенно дорзальном, где они выполняют функции внутренних переключательных элементов. Установлено, что клетки — зерна кохлеарных ядер очень близки по некоторым принципиальным структурным свойствам подобным нейронам мозжечка и обонятельных луковиц, и от них в значительной мере зависит степень развития дорсального ядра и мозжечковоподобный характер его структуры [Богословская, 1970].

Переднее вентральное ядро (*NVA*) является главным сенсорным центром слухового нерва. Филогенетически оно самое старое образование кохлеарного комплекса, присутствующее в том или ином виде у всех наземных позвоночных. *NVA* иннервируется ростральной ветвью слухового нерва и посылает свои волокна к ипси- и контралатеральным ядрам трапециевидного тела и верхним оливам. Эти волокна составляют значительный компонент трапециевидного тела, мощного восходящего пути, связывающего первый и второй уровни центральной слуховой системы.

NVA зубра образовано крупными полиморфными элементами, более полигональными, чем у зайцев, хищных и приматов. Общее число таких

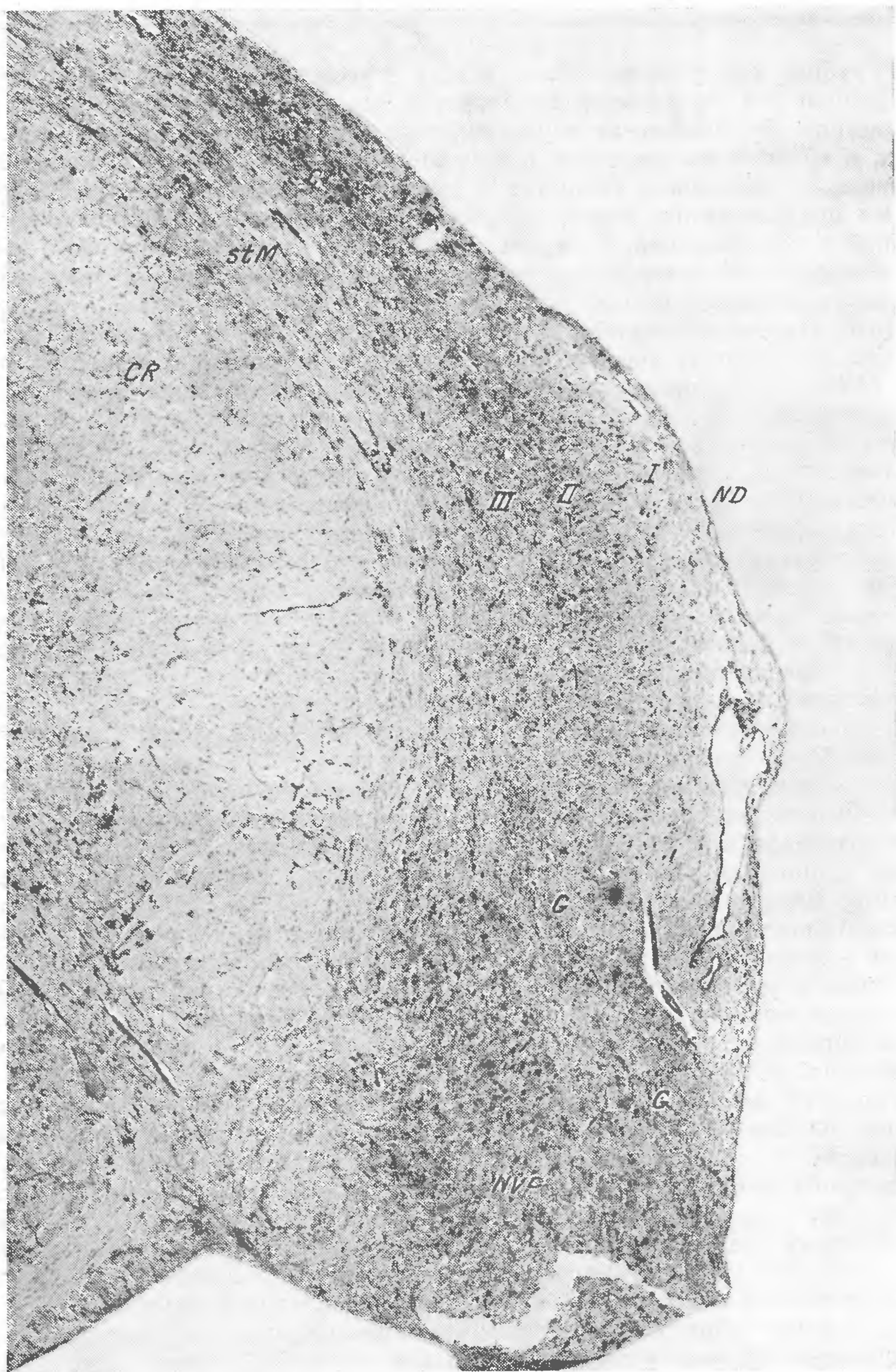

stM
CR
III
II
I
ND
G
G
NVP

Рис. 166. Кохлеарный комплекс зубра на расстоянии 3 мм от его каудального полюса

Метод Ниссля, ув. при съемке ×25; обозначения, как на рис. 92

←

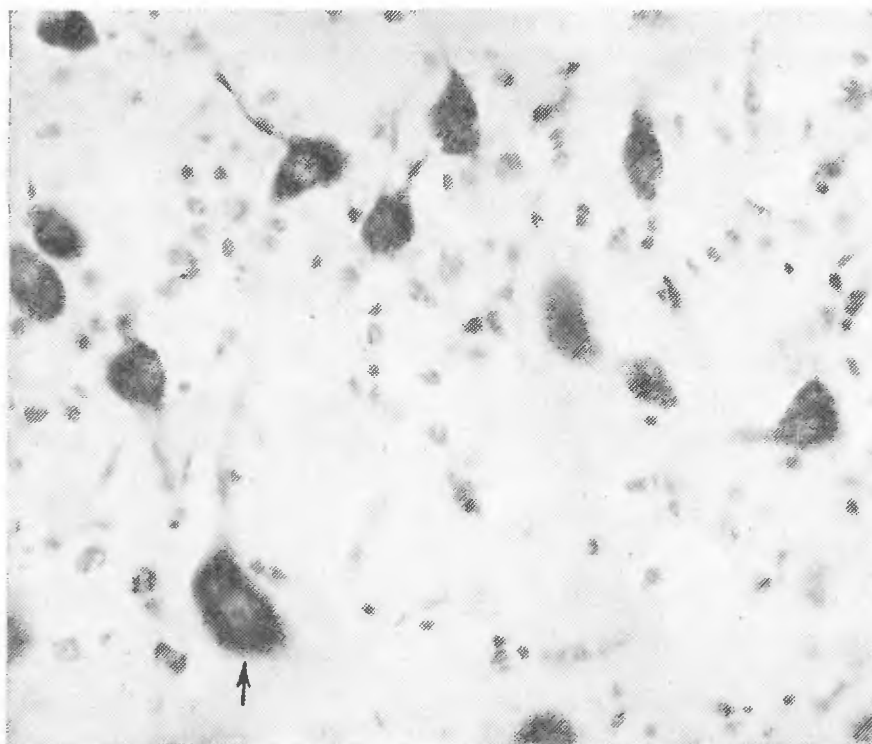
→



Рис. 167. Кохлеарный комплекс зубра на расстоянии 4 мм от его каудального полюса (уровень вхождения вестибулярного нерва)

Метод Ниссля, ув. при съемке ×25.

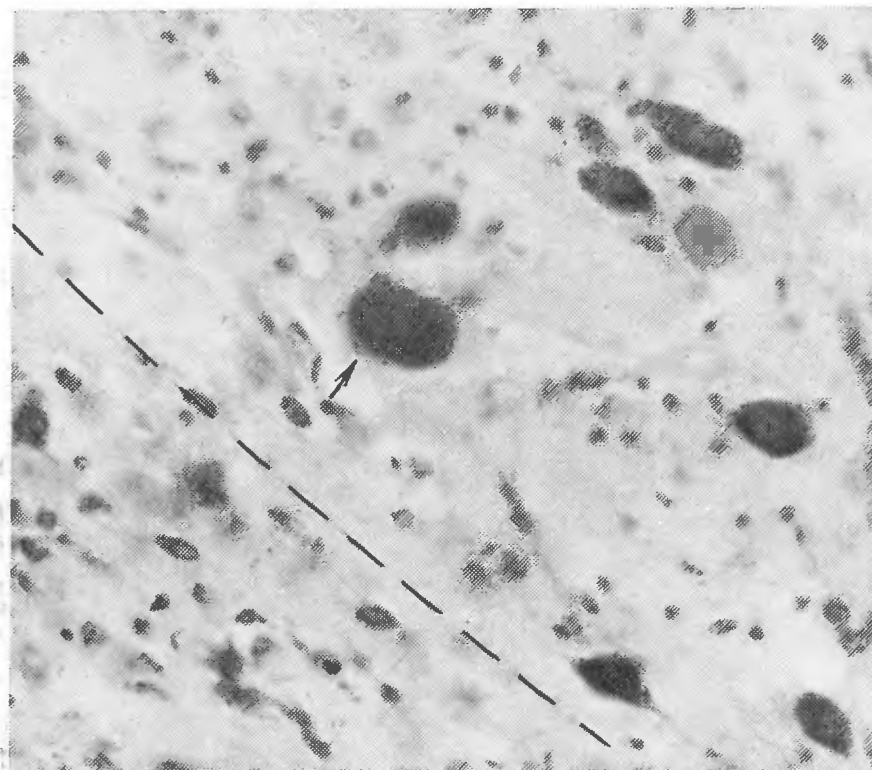
F — участок флоккулярной доли мозжечка;
NVI — интерстициальное ядро;
PA — добавочная часть кохлеарного комплекса;
A — пучки волокон кохлеарного (слухового) нерва;
V — вестибулярный нерв;
G — зернистая капсула



Метод Ниссля, ув. при съемке ×325
Клетки дорсального отдела переднего вентрального ядра. Обратить внимание на расположение клеток группами, в которых повышена плотность глиальных и зернистых элементов; стрелкой указан одиночный крупный нейрон

Рис. 168. Кохлеарный комплекс зубра на расстоянии 7 мм от его каудального полюса

Рис. 169. Кохлеарный комплекс зубра на расстоянии 7 мм от его каудального полюса



Метод Ниссля, ув. при съемке ×325
Граница переднего вентрального ядра (*NVA*) и зернистой капсулы (G) обозначена пунктиром, стрелкой отмечен одиночный крупный нейрон

крупных и средних нейронов, предположительно посылающих аксоны в трапециевидное тело, составляет у зубра 36 000, у кошки — 42 330 [Ратникова, 1967], рыжей вечерницы — 20 000, ежа — 9000. Наибольшее количество крупных и средних клеток, подсчитанное на одном срезе толщиной в 20 мкм, в *NVA* зубра равно 350, кошки — 610, рыжей вечерницы — 597, ежа — 350. Расчеты демонстрируют, что как общее число, так и плотность клеток в переднем вентральном ядре зубра относительно невелики и что по крайней мере первая из этих величин связана не с размерами животного, а с определенными свойствами слуха, в частности со способностью воспринимать высокочастотные сигналы. У зубра резче, чем у грызунов, зайцев и хищных, выделяются среди нейронов *NVA* очень крупные элементы размером 70—100×30—60 мкм, которые мы будем называть гигантскими. Гигантские клетки имеют мощные стволовые дендриты, хорошо просматриваемые благодаря многочисленным глыбкам нисслевского вещества, распределенным до второго-третьего узлов ветвления. Количество таких клеток составляет 10% от общего числа крупных и средних нейронов, т. е. 3600.

Топография клеток и плотность их расположения закономерно изменяются по дорсо-вентральной и медио-латеральной осям *NVA*. Дорсальная область, место проекции высоких звуковых частот, имеет наибольшую плотность клеток, представленных округлыми и не очень крупными формами; количество гигантских элементов невелико. Вентральная область, где оканчиваются низкочастотные волокна улитки, состоит из более крупных, реже расположенных полигональных нейронов. Основная часть гигантских элементов сосредоточена именно здесь. В латеральном направлении клеточная плотность повышается, а состав нейронов становится разнообразней за счет увеличения числа средних и мелких форм. Интересно отметить, что у всех млекопитающих имеется сходная картина распределения нервных клеток, за одним исключением: гигантские нейроны обычно концентрируются в области биологически важных частот, например, у дельфина не в вентральной, как у зубра, а в дорсальной высокочастотной зоне [Osen, Jansen, 1965].

Латеральная поверхность *NVA*, обращенная к мозжечку, покрыта отростком зернистой капсулы, который содержит большое количество клеток-зерен, одиночные бледноокрашенные нервные элементы средней величины и олигодендроциты.

Заднее вентральное ядро (*NVP*) иннервируется каудальной, более тонкой ветвью слухового нерва и посылает волокна в трапециевидное тело и в полоску Хельда, свой индивидуальный эфферентный путь. В *NVP* локализована вторая частотная проекция улитки, организованная по тому же принципу, что и первая: дорсально представлены высокие частоты, вентрально — низкие.

Помимо анализа характеристик акустических сигналов некоторые элементы *NVP* участвуют в образовании кратчайших рефлекторных дуг, управляющих периферическими отделами слуховой системы [Lorente de Nó, 1933].

В *NVP* преобладают крупные полигональные элементы, располагающиеся между пучками волокон своеобразными колонками. Всего в этом ядре зубра насчитывается 12 900 крупных и средних нейронов, у кошки — 19 000 (Ратникова), рыжей вечерницы — 8000, ежа — 5000. Как и в переднем ядре, 10% общего количества составляют гигантские клетки. Картина распределения клеток и изменения их плотности та же, что и в *NVA*: дорсально клеточная плотность выше, а клетки мельче и округлей, вентрально преобладают более крупные полигональные элементы, гигантские формы сосредоточены в среднем и нижнем отделах.

Вентральное ядро зубра обладает особой добавочной структурой, которую мы обозначили как pars accessorius (PA). Она расположена на уровне каудального отдела *NVI* и в ростро-каудальном направлении занимает около 1,3—1,4 мкм. Крупные нейроны *PA* в количестве 500 представлены редко лежащими однотипными сферическими или грушевидными элементами с нежной сетью нисслевского вещества. По форме, размерам и внутренней структуре они более напоминают клетки Пуркинье мозжечка, чем крупные нейроны вентральных ядер. Помимо этих клеток *PA* содержит еще около 1300 средних и мелких нейронов, весьма разнообразных по величине, форме и строению тигроида. Поскольку *PA* тесно связана с зернистой капсулой и располагается как бы в ее толще, она обладает множеством зернистых элементов и близких к ним форм.

Дорсальное ядро (*ND*) — эволюционно наиболее молодое образование кохлеарного комплекса, существующее в качестве самостоятельного отдела только в мозге плацентарных. По нашему мнению, дорсальное ядро следует рассматривать как высокоспециализированный дериват заднего вентрального ядра, берущий на себя обширные и разнообразные связи кохлеарного комплекса с другими системами мозга, в том числе со стволовыми моторными аппаратами. В *ND* расположена третья частотная проекция улитки, сформированная мощными коллатералями нисходящей ветви слухового нерва. Соответственно своей филогенетической молодости *ND* очень изменчиво по величине и внутренней структуре. Его размеры весьма значительны в мозге грызунов, зайцев и хищных, но максимальной величины оно достигает у копытных [Зворыкин, 1963].

Дорсальное ядро зубра состоит из трех слоев и подстилающей их полоски Монакова, собственного эфферентного пути этой структуры (рис. 165, *stM*). Слой I, или молекулярный, расположен непосредственно под эпендимой, покрывающей свободную поверхность ядра. В своей верхней части слой содержит довольно плотную, но неширокую (100—150 мкм) систему тангенциальных волокон; в нижней части слоя рассеяны мелкие и средней величины клетки. Слой II образован наиболее характерными для *ND* элементами, крупными, сильно вытянутыми гиперхромными веретеновидными нейронами, которые ориентированы перпендикулярно ходу слоя. Умеренное количество зернистых клеток и нейронов средних размеров расположено вдоль слоя отдельными струйчатыми группами. В слое III сосредоточено основное число нервных элементов дорсального ядра. Именно в этом слое у зубра максимальна плот-

ность клеток-зерен, тогда как у хищных они образуют скопление в слое II. Крупные элементы слоя III представлены варьирующими по величине полиморфными нейронами, среди которых встречаются отдельные веретеновидные клетки. Нужно отметить, что границы между тремя слоями крайне расплывчаты. Под слоем III лежит полоска Монакова; ее волокна идут параллельно ходу слоев. Среди волокнистых пучков полоски встречаются одиночные, крупные, гиперхромные, сильно вытянутые клетки. Слой IV, настолько развитый у кошки, что Лоренте де Но [Lorente de Nó] выделяет его как nucleus centralis, у зубра не выражен.

Строение *ND* зубра сильно меняется как в дорсо-вентральном, так и в ростро-каудальном направлениях. На рис. 165 представлены три отдела ядра, верхний (*1*), средний (*2*) и нижний (*3*). Все они хорошо выражены на каудальных уровнях, а ростральнее верхний и нижний заметно сокращаются в размерах и постепенно исчезают (рис. 166). В верхнем отделе преимущественно развиты элементы I слоя и дорсального отростка зернистой капсулы. Он содержит тангенциально вытянутые крупные нейроны и струйчато расположенные зернистые клетки. В самой верхней части этого отдела выделяется небольшой участок, лежащий над зернистой капсулой. В нем крупные вытянутые клетки вновь ориентированы перпендикулярно ходу слоев.

Средний отдел обладает наиболее типичным для *ND* строением с хорошо выраженной слоистостью. В широком молекулярном слое лежат 2—3 тяжа зернистых клеток, а также средние и мелкие полиформные нейроны разнообразной ориентации. Слой II представлен крупными веретеновидными нейронами с четкой полярностью апикальных и базальных дендритов. Плотность клеток-зерен здесь не выше, чем в слое I. Самый широкий слой III содержит основную массу зернистых элементов, на фоне которых рассеяны клетки, очень разные по величине и форме тела и ориентации дендритов. Среди них встречаются отдельные веретеновидные нейроны. В нижнем этаже слоя крупные клетки ориентированы преимущественно тангенциально.

В нижнем отделе *ND* слой I обладает значительным субэпендимальным скоплением зернистых клеток, которое можно считать выростом зернистой капсулы. Веретеновидные нейроны слоя II лежат в три-четыре яруса. В слое III возрастает количество всевозможных полиморфных элементов средней величины и повышается концентрация клеток-зерен. Для каудальных уровней характерно обилие крупных палочковидных нейронов. Судя по некоторым особенностям строения (рост числа полиморфных нейронов, нарушение слоистости и др.), этот отдел является структурой, переходной между *ND* и *NVP*.

Подсчеты показали, что в дорсальном ядре зубра содержится около 8900 веретеновидных нейронов, 40 600 прочих крупных и средних нервных элементов и 510 гигантских клеток, т. е. всего 50 000 возможных эфферентных нейронов. Среди обследованных разными авторами млекопитающих зубр по числу крупных и средних нейронов *ND* занимает первое место.

Можно видеть, что это кохлеарное ядро по количеству возможных длинноаксонных нейронов почти не уступает двум вентральным ядрам (50 000 и 56 000 соответственно), в то время как у большинства животных явный перевес на стороне последних. Данные Холл [Hall, 1969] показывают следующие соотношения: кошка — 29 000 и 71 000, человек — 30 000 и 66 000, дельфин — 40 000 и 560 000, ушан из семейства гладконосых летучих мышей — 7000 и 33 000. Таким образом, дорсальное ядро зубра и абсолютно, и относительно превосходит подобное образование дельфина, чей мозг по весу в 4 раза больше, чем у зубра.

Очень крупное дорсальное ядро зубра в цитоархитектоническом отношении выглядит по ряду характеристик сложнее, нежели у других млекопитающих (появление ярусного расположения веретеновидных нейронов, достаточно резкое членение на три отдела, присутствие особой дорсальной части в верхнем отделе), но наряду с этим оно и несколько упрощается — отсутствует слой IV, или центральное ядро. Обращает на себя внимание поразительно низкая плотность веретеновидных нейронов: в 0,01 мм^3 содержится всего 8—10 этих клеток.

Рассматривая в целом качественные и количественные особенности строения кохлеарного комплекса, можно заключить, что у зубра в этом отделе слуховой системы преимущественно развиты не структуры тонкого анализа слуховых сигналов, а образования, обеспечивающие быстрые и множественные связи с другими сенсорными системами и моторными аппаратами мозгового ствола. К таким образованиям следует отнести гигантские нейроны обоих вентральных ядер и дорсальное ядро, получающее большое количество волокон из многих центров мозга, различных по специализации и топографическому положению [Наумова и др., 1969].

Верхнеоливарный комплекс

Второй центральный акустический уровень — очень сложная многокомпонентная система, строение и функции отдельных частей которой исследованы еще крайне недостаточно (рис. 170—175). На этом уровне осуществляется бинауральный анализ звуковых сигналов, лежащий в основе локализации источника звуков в пространстве. Вторая весьма ответственная функция верхнеоливарного комплекса состоит в организации обратных влияний на рецепторы кортиева органа через эфферентный оливокохлеарный пучок.

Структуры этого важнейшего звена слуховой системы на основе анатомических данных можно разделить на три группы. Первую группу образуют два самых характерных ядра, медиальная и латеральная верхние оливы. Они располагаются рядом и заключены в особые волокнистые капсулы; их форма у многих животных достаточно причудлива. Вторая группа представлена небольшими клеточными скоплениями, которые примыкают к обеим верхним оливам. Они часто обозначаются разными авторами как параоливарные или преоливарные ядра. Третья группа

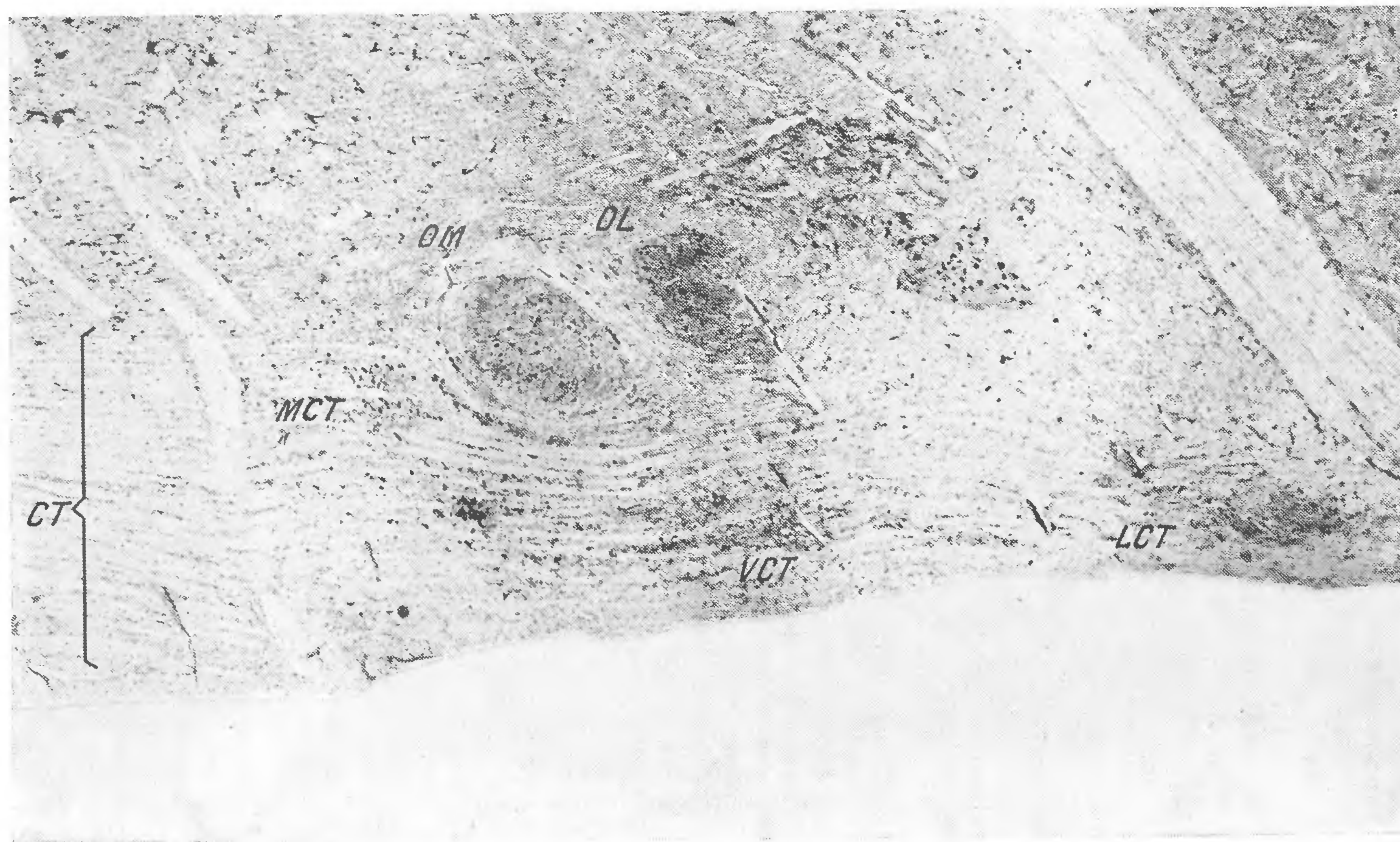


Рис. 170. Трапециевидное тело и верхнеоливарный комплекс зубра на расстоянии 1,2 мм от каудального полюса верхних олив

Метод Ниссля, ув. при съемке ×25.
CT — трапециевидное тело;
MCT — медиальное ядро *CT*;
VCT — вентральное ядро *CT*;
OM — верхняя медиальная олива;
OL — верхняя латеральная олива

Рис. 171. Трапециевидное тело и верхнеоливарный комплекс зубра на расстоянии 1,8 мм от каудального полюса верхних олив

Метод Ниссля, ув. при съемке ×17. *LCT* —латеральное ядро *CT*, остальное, как на рис. 170.



включает в себя мощный волокнистый тракт (трапециевидное тело), содержащий в основном аксоны от клеток кохлеарных ядер ко всем образованиям верхнеоливарного комплекса. Кроме того, сюда нужно отнести и три собственных ядра трапециевидного тела, клетки которых лежат среди его волокон. Следует сразу же оговориться, что номенклатура и идентификация параоливарных и двух трапециевидных ядер запутаны, и в настоящей работе мы не станем пытаться установить название того или иного ядра зубра по разным авторам, а будем придерживаться номенклатуры Петелиной [1974].

Относительные размеры верхнеоливарного комплекса зубра невелики. Он располагается в самой базальной части варолиева моста и обладает очень небольшой вентро-дорсальной высотой.

Медиальная верхняя олива (*ОМ*). Предполагают, что это ядро связано с обработкой коротких по длительности сигналов (Шмелев, 1973). Оно иннервируется ипси- и контралатеральными ростральными отделами переднего вентрального кохлеарного ядра. Нейроны *ОМ* оценивают так называемую интерауральную задержку, временну́ю разницу между приходом сигнала на правое и левое ухо. Медиальная олива теснейшим образом связана со зрительной системой, и у таких животных, как грызуны, зайцеобразные, копытные, хищные, приматы, ее работа обеспечивает слухо-зрительную активность, необходимую для многих компонентов

Рис. 172. Верхняя медиальная олива и медиальное ядро трапециевидного тела зубра





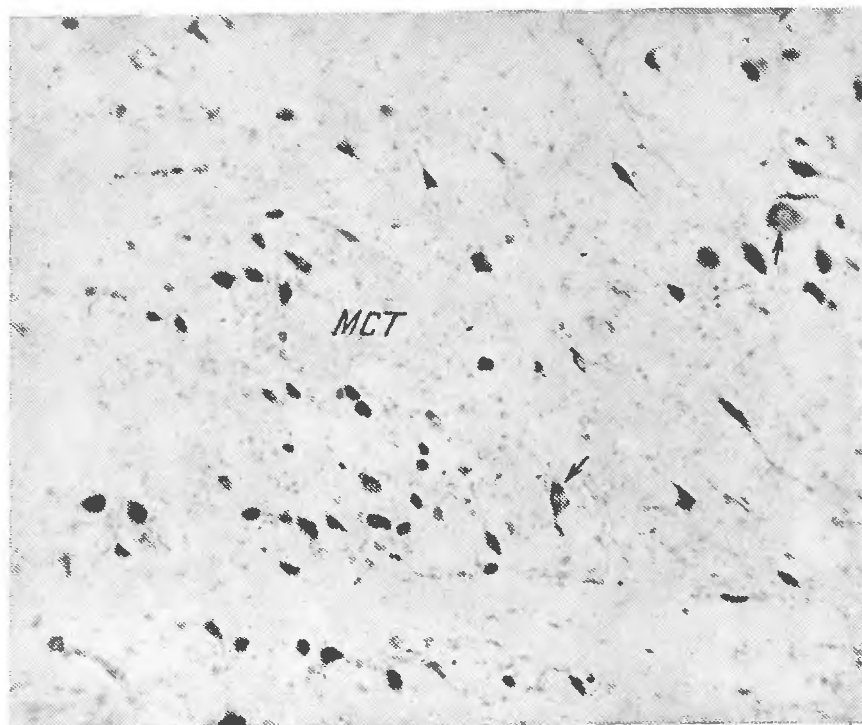


Рис. 173. Участок рис. 99 при увеличении ×100

Обозначения, как на рис. 99. Обратить внимание на разнообразие по величине и форме клеток *МСТ* и на присутствие среди них одиночных крупных светлоокрашенных нейронов (указаны стрелками)

ориентировочной реакции, например, поворот головы, ушей и глаз в сторону раздражителя [Moore, Moore, 1971].

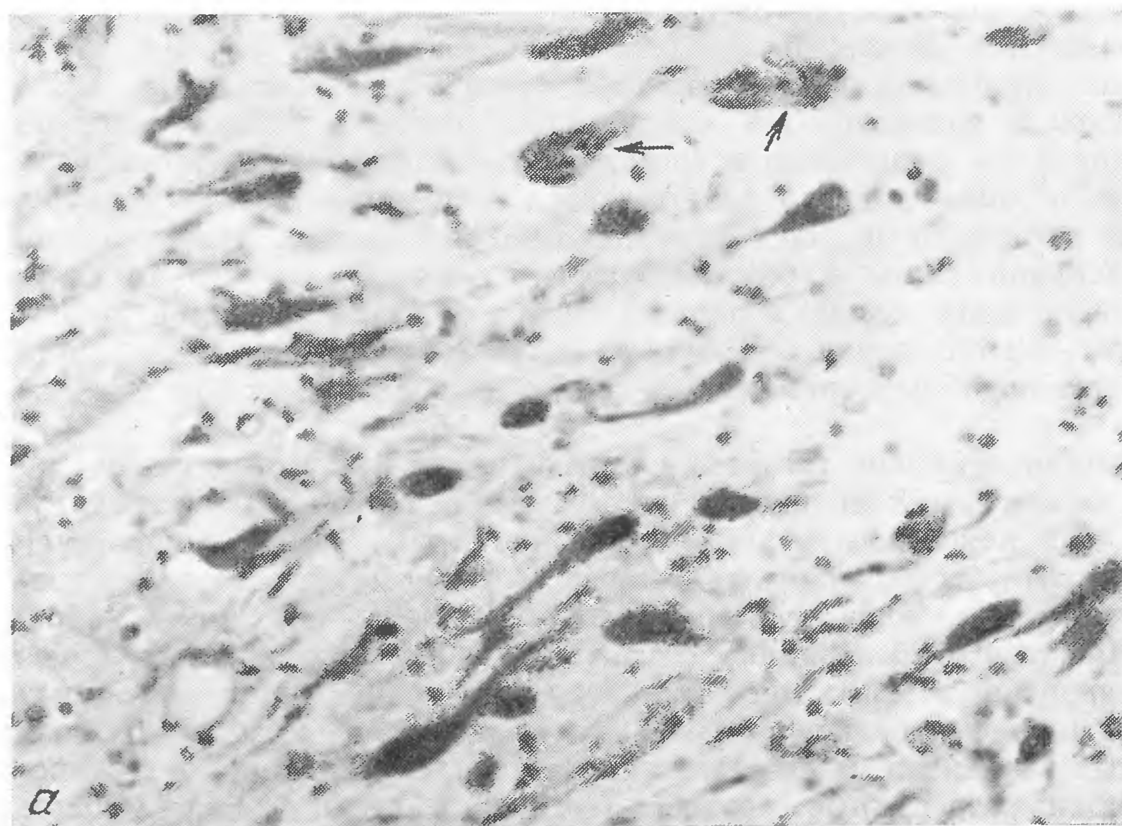
У зубра медиальная олива является самым крупным ядром этого уровня слуховой системы. Она представляет собой пластину сложной формы, которая на фронтальных срезах каудально имеет вид спирали в один оборот, а далее кпереди раскрывается в подковообразную фигуру, повернутую вершиной в дорсо-медиальном направлении. При средней ростро-каудальной длине в 6,3 мм (правая *OM* — 7 мм, левая *OM* — 5,7 мм) медиальная олива содержит около 12 200 крупных нейронов (правая *OM* — 12 662, левая *OM* — 11 715). Нейроны погружены в скопление зернистоподобных элементов и глии, создающее как бы матрикс ядра.

Большинство нейронов на фронтальных срезах имеет вытянутую палочковидную или веретеновидную форму и ориентировано перпендикулярно или под некоторым углом к пластине ядра. Иногда попадаются клетки, тело которых выглядит лишь расширением между двумя дендритами для клеточного ядра. Как правило, у основной популяции нейронов мелкодисперсный пылевидный тигроид забивает все тело и начальные участки дендритов, нередко маскируя клеточное ядро. Кроме описанных нейронов есть еще небольшое число более округлых, обычно крупных полиморфных элементов. В их телах тигроид собран в хорошо контурированные глыбки, разделенные светлыми промежутками и не закрывающие ядра. Резко выделяются своей величиной одиночные гигантские клетки, тигроид которых зачастую тоже собран в глыбки.

Распределение нейронов в медиальной оливе крайне неравномерное: на некоторых срезах клетки лежат только в одном, небольшом участке *OM*, а остальные места содержат лишь матрикс из зернистых элементов и глии. Наибольшего развития достигают ростральные уровни медиальной оливы, причем ее ростральный полюс постепенно погружается в ретикулярную формацию варолиева моста.

По границам с другими образованиями верхнеоливарного комплекса, а также с клеточными массами варолиева моста, лежащими дорсально от *OM*, расположены крупные нейроны, локализованные в наружных частях волокнистой капсулы медиальной оливы. Среди таких нейронов выделяется цепочка клеток, разделяющая *OM* и медиальное ядро трапециевидного тела.

Латеральная верхняя олива (*OL*). По-видимому, у всех млекопитающих это ядро вместе с медиальным ядром трапециевидного тела производит бинауральный анализ звуковых сигналов по другим параметрам, нежели медиальная олива. В латеральную оливу слуховая информация поступает непосредственно от ипсилатерального переднего кохлеарного ядра и через медиальное ядро трапециевидного тела — от контралатерального ядра того же названия. Латеральная олива хорошо развита у многих животных, но особой величины она достигает в мозге эхолоцирующих видов (летучие мыши, дельфины). У грызунов, хищных и приматов это ядро обычно имеет S-образную форму, но у зубра оно представлено на


а

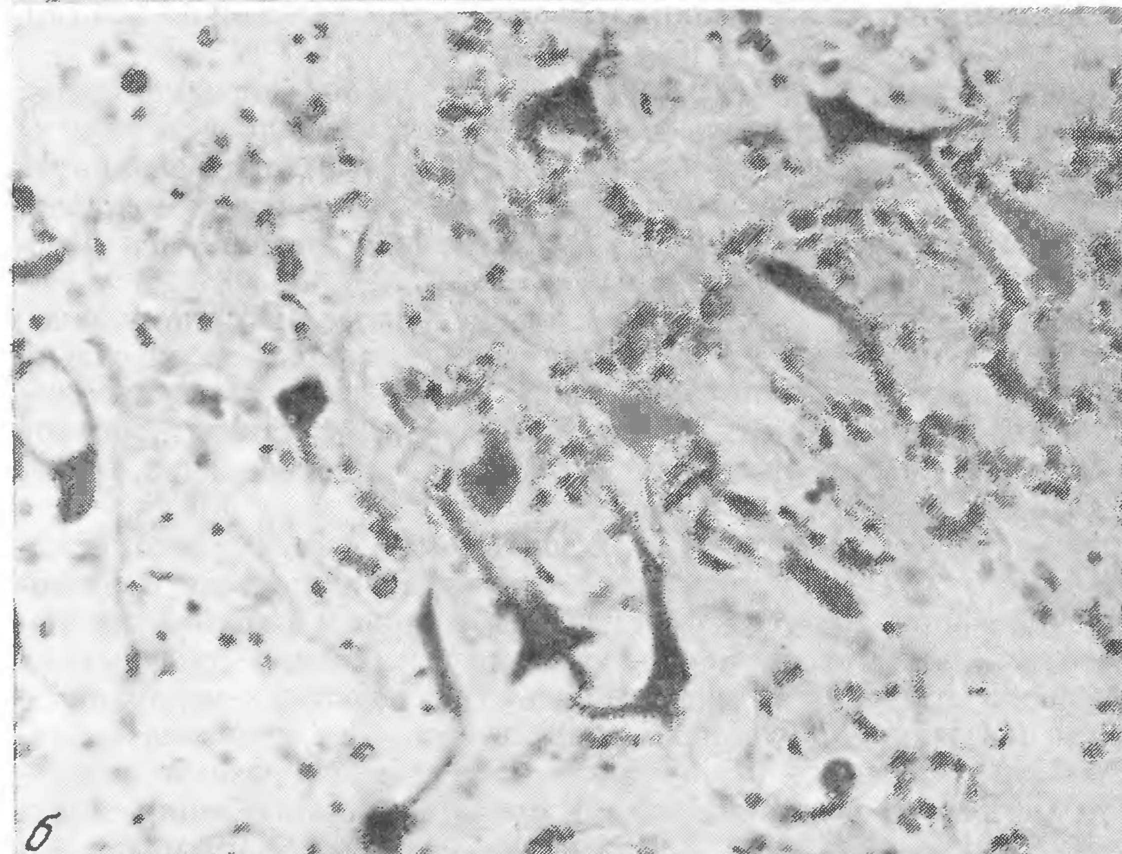
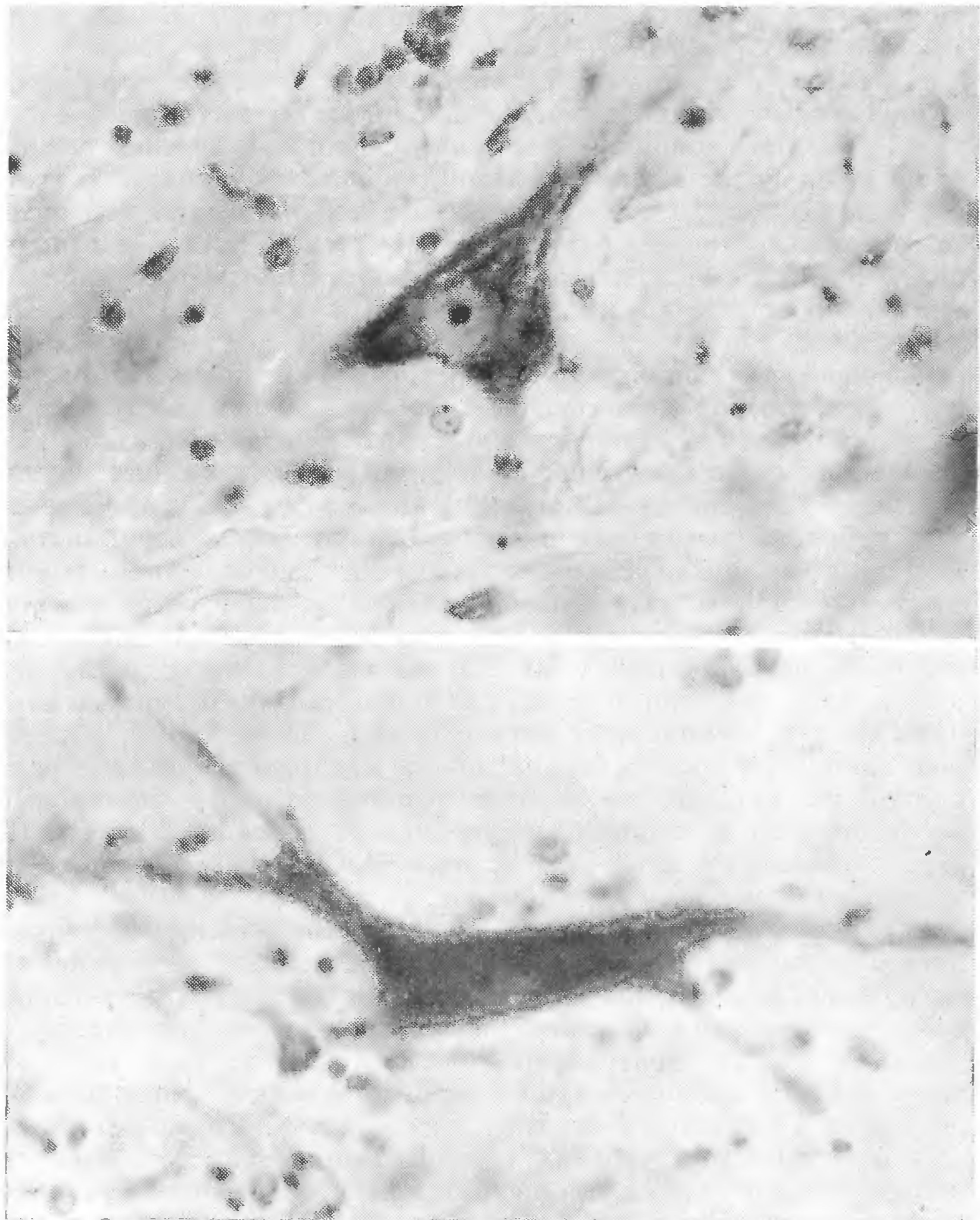

б

Рис. 174. Верхнеоливарный комплекс зубра

Метод Ниссля, ув. при съемке ×325 *А* — клетки медиальной оливы, обратить внимание на два нейрона с крупными глыбками тигроида (указаны стрелками); *Б* — клетки латеральной оливы

Рис. 175. Трапециевидное тело зубра

Метод Ниссля, ув. при съемке ×600
Одиночные крупные клетки с разной организацией тигроида



каудальных уровнях округлым образованием, а ростральнее — колонной клеток, кпереди все сильнее изгибающейся в латеральном направлении и принимающей, как и медиальная олива, подковообразную форму. Создается впечатление, что от S-образной фигуры у зубра есть только ее срединная часть, слегка измененная по форме.

Латеральная олива начинается каудально вместе с медиальной, а рострально оканчивается почти одновременно с передним вентральным ядром. Ростро-каудальная протяженность *OL* составляет около 3,4 мм (правая — 4 мм, левая — 2,8 мм), число крупных клеток достигает 7047 (правая — 6937, левая — 7155).

Крупные нейроны латеральной оливы в большинстве своем заметно отличаются от клеток медиальной оливы. Их вытянутые полигональные тела обладают мощными хорошо прокрашивающимися на нисслевских препаратах начальными отделами дендритных стволов. Тигроид — пылевидный, заходит до второго-третьего узлов ветвления дендритов. Именно за счет сильной окраски дендритов латеральная олива выглядит на срезах более темной, чем медиальная. Своеобразный матрикс ядра создан мелкими нейронами с хорошо различимой цитоплазмой, зернистыми клетками и глией.

Латеральная олива сопровождается специфическими клеточными группами, тесно прилегающими к ней на некоторых уровнях. Так, на значительном протяжении это ядро окружено обкладкой из элементов, огибающих его в один слой по периметру. Число таких крупных клеток достигает 1080 на одной половине мозга. Это — большие темноокрашенные нейроны, вытянутые и изогнутые по форме волокнистой капсулы. Приблизительно на срединных уровнях верхнеоливарного комплекса между медиальной и латеральной оливами располагается колонка клеток, не относящихся ни к одной из олив. Максимальное число таких клеток на одном срезе достигает 50. На тех же уровнях вершина подковы погружается в небольшое скопление элементов, по структуре заметно отличающихся от собственных клеток оливы. По-видимому, и первая, и вторая клеточные группы принадлежат к параоливарным ядрам, но ни у одного из авторов, изучавших верхнеоливарный комплекс грызунов, зайцеобразных и хищных, мы не нашли описания аналогичных образований. Возможно, что одна из клеточных групп соответствует дорсальному периоливарному ядру кролика.

Трапециевидное тело (*CT*). Как уже говорилось, это образование является сложной системой волокон и собственных, т. е. включенных между пучками волокон, клеточных скоплений и одиночных нейронов. Самые большие скопления клеток образуют три ядра трапециевидного тела, медиальное (*MCT*), вентральное (*VCT*) и латеральное (*LCT*). Основную часть волокон трапециевидного тела составляют проводники от кохлеарных ядер к различным отделам верхнеоливарного комплекса. На срединных и ростральных уровнях трапециевидное тело состоит из дорсальной и вентральной порций, на каудальном уровне можно различить только вентральную порцию.

Медиальное ядро трапециевидного тела хорошо выражено уже на том же каудальном уровне, где появляются обе оливы. В этой области оно состоит из двух частей: медиальная представлена средними и мелкими грушевидными нейронами, латеральная, примыкающая к *ОМ*,— крупными округлыми элементами с плотной сетью тигроида. Все клетки расположены крайне неравномерно, они образуют небольшие группы (не более 20 клеток), окруженные обширным нейропилем.

К срединным уровням *МСТ* заметно увеличивается за счет прибавления округлых клеток медиальной части, лежащих рядами вдоль хода волокон. Начальные отрезки их дендритов, видимые благодаря глыбкам тигроида, обычно перпендикулярны волокнам и направлены в противоположные стороны, дорсально и вентрально; тела содержат пылевидный тигроид. Латеральная часть этого ядра представлена самыми разнообразными по величине и форме нейронами — округлыми, вытянутыми, полигональными, средних размеров и очень крупными. Появляется и третья, дорсальная, часть, сформированная угловатыми ретикулоподобными клетками. Возможно, она соответствует дорсо-медиальному периоливарному ядру, описанному Уорром в мозге кошки [Warr, 1975]. Занимая самый верхний отдел *МСТ*, дорсальная часть осуществляет переход ядерной структуры к ретикулярной формации варолиева моста.

На ростральных уровнях четко различается только первая, медиальная, часть, весьма обособленная и имеющая вид вертикальной полосы, составленной из горизонтальных «строчек» нейронов. В самых ростральных отделах трапециевидного тела вторая и третья части ядра полностью сливаются.

Вентральное ядро трапециевидного тела состоит из угловатых, главным образом треугольных клеток. Оно значительно меньше медиального ядра и лежит на протяжении каудальной трети длины верхней медиальной оливы. На самых каудальных уровнях рассеянные массы вентрального ядра плавно соединяются с медиальным, ростральнее они обособляются от него, но зато соединяются с *латеральным ядром трапециевидного тела*. Последнее является наименьшим из трех ядер этой волокнистой системы. Будучи объединенным с вентральным ядром в своих каудальных отделах, в средних отделах оно представлено полосой клеточных групп, в каждой из которых лежит от 3 до 15 клеток. Клеточные группы располагаются среди волокон островками. Клетки вытянутые, веретеновидные, но есть и полигональные. Первичные и даже вторичные дендриты содержат хорошо различимые и достаточно крупные глыбки тигроида. Протяженность латерального ядра очень невелика, возможно, это образование связано только с задними отделами *СТ*.

Следует еще отметить две особенности строения трапециевидного тела, до сих пор не привлекавшие внимания исследователей. Во всех ядрах *СТ* помимо крупных нейронов есть небольшое количество истинных зернистых клеток и форм, близких к ним по размерам и строению клеточного ядра, но с более мощным цитоплазматическим ободком. Иногда такие элементы лежат и среди волокон *СТ*. Кроме того, на всем своем протя-

жении трапециевидное тело содержит крупные одиночные нейроны, не связанные ни с одним из ядер *СТ* (рис. 175). Их дендриты, отходящие от тела в разных направлениях, пересекают значительную массу волокон *СТ*. Предварительный анализ показал, что подобные клетки ретикулярного типа встречаются в трапециевидном теле многих животных.

Заключая описание верхнеоливарного комплекса, отметим определенное структурное своеобразие этого отдела слуховой системы зубра в сравнении с другими млекопитающими. Прежде всего при весьма скромных относительных размерах комплекса поражает большое число крупных (длинноаксонных, или проекционных) нейронов как в медиальной, так и в латеральной оливах. Для сравнения укажем, что у кошки *ОМ* содержит 5800 клеток, *OL* — 6500, у человека соответственно 10 700 и 2300, а у зубра — 12 000 и 7000 [J. Moore, R. Moore, 1971]. Выше уже говорилось о роли *ОМ* в организации слухо-зрительной активности, необходимой для ориентировочного поведения животных. Взаимодействие слуховой и зрительной систем необычайно высоко у преимущественно дневных млекопитающих и, напротив, мало́ или построено на иных структурно-функциональных основах у ночных и эхолоцирующих видов. Так, у ежа медиальную оливу выделить не удается, а у летучих мышей и дельфинов она либо представлена зачаточной структурой, либо вообще отсутствует (Петелина, 1974). Степень развития латеральной оливы и медиального ядра трапециевидного тела, напротив, более связывают с собственно слуховой функцией, в частности с расширением диапазона воспринимаемых частот. Действительно, *OL* и *МСТ* необычайно велики у эхолоцирующих видов [Петелина, 1974] и малых размеров у видов с доминированием обоняния или зрения, например, у человека *OL* почти в 5 раз меньше *ОМ*. Высокие количественные показатели обеих олив у зубра свидетельствуют и о мощном развитии слухо-зрительной активности, и о достаточно тонком анализе широкого спектра частот. Интересно отметить, что по форме медиальная и латеральная оливы зубра очень сходны между собой и в этом отношении заметно отличаются от подобных ядер остальных изученных видов.

Во всех отделах верхнеоливарного комплекса найдены очень крупные одиночные нейроны. Опираясь на литературные данные по кролику и кошке [Borg, 1973; Warr, 1975], можно предположить, что часть таких клеток дает начало оливо-кохлеарному пучку, а часть, возможно, представляет собственные моторные элементы каждой структуры, непосредственно связанные с моторными центрами ствола мозга.

Результаты цитоархитектонического изучения кохлеарного и верхнеоливарного комплексов позволяют оценить направление структурных преобразований в слуховой системе зубра. Как известно, зубр обладает ограниченным набором собственных несложных звуковых сигналов, но может воспринимать множество звуков от других обитателей своего биотопа. Эти сигналы, разнообразные по внутренней организации и частотному спектру, должны быть «прочитаны» зубром и использованы при ориентировке в условиях ограниченной видимости, где слух является наиболее

дальнодействующим анализатором. Таким образом, слуховая система зубра направлена на активное использование чужой акустической информации для построения ориентировочной деятельности. Большое количество многоуровневых ориентировочных рефлексов, в том числе и локализация источника звука в пространстве, запускается как моно-, так и полисенсорными стимулами и осуществляется центрами среднего мозга, имеющими несколько самостоятельных моторных «выходов».

Все сказанное выше заставляет подчеркнуть три особенности строения кохлеарного и верхнеоливарного комплексов, представляющие значительный интерес в указанном плане. Прежде всего это гипертрофия дорсального кохлеарного ядра, которое обладает прямыми связями с задними холмами среднего мозга, высшим подкорковым центром слуховой системы. Не менее замечательно сильное развитие медиальной оливы, одной из функций которой является обеспечение слухо-зрительной активности. Крупные размеры латеральной оливы, вероятно, позволяют зубру анализировать более высокочастотные сигналы, нежели его собственные, например песни и крики птиц. Далее, очень важны, на наш взгляд, крупные нейроны моторного типа, обнаруженные во всех ядрах первого и второго уровней слуховой системы. Как можно предполагать, они осуществляют быстрые обратные влияния на слуховые рецепторы, подключают к анализу обстановки другие системы рецепции, а также связывают слуховые ядра с ретикулярной формацией и моторными отделами мозга.

Описанный тип организации начальных звеньев слуховой системы зубра, по всей вероятности, свойствен и другим копытным со сходным использованием слуха.

Литература

Богословская Л. С. Структурные принципы нейронных сетей кохлеарного комплекса.— В кн.: Кибернетические аспекты в изучении работы мозга. М.: Наука, 1970.

Богословская Л. С. Особенности нейронной структуры первичных акустических центров дельфина.— В кн.: Морфология, физиология и акустика морских млекопитающих. М.: Наука, 1974.

Зворыкин В. П. Некоторые цитоархитектонические и количественные закономерности системы подкорковых образований слухового анализатора в сравнительном ряду млекопитающих: Докт. дис. М., 1963.

Наумова Т. С., Богословская Л. С., Попова Н. С. Полисенсорное взаимодействие на уровне стволовых реле анализаторов и их роль в формировании целостных реакций организма.— В кн.: Зрительный и слуховой анализаторы. М.: Медицина, 1969.

Петелина Е. В. Сравнительно-гистологическое исследование верхнеоливарного комплекса некоторых представителей млекопитающих: Канд. дис. Л., 1974.

Ратникова Г. И. О структуре кохлеарных ядер кошки.— В кн.: Механизмы слуха. Л., 1967.

Шмелев Л. А. Моделирование механизмов бинаурального слуха: Канд. дис. М., 1973.

Baron G. Differential phylogenetic development of the acoustic nuclei among chiroptera.— Brain, Behav. and Evolut., 1974, 9 (1).

Borg E. A neuroanatomical study of the brainstem auditory system of the rabbit.

Pt II. Descending connections.— Acta morhol. neerl-scand., 1973, 11.
Fuse G. Das Ganglion ventrale und das Tuberculum acusticum bei einigen Säugetieren und beim Menschen.— Arb. Hirnanat. Inst. Zürich, 1913, H. 7.
Hall J. I. The cochlea and cochlear nuclei in the bat.— Acta otolaringol., 1969, 67.
Moore J., Moore R. A comparative study of the superior olivary complex in the primate brain.— Folia primatol., 1971, 16.
Lorente de Nó R. Anatomy of the eight nerve. III — General plan of structure of primary cochlear nuclei.— Laryngoscope, 1933, 43.
Osen K. K., Jansen J. The cochlear nuclei in the common porpoise.— J. Comp. Neurol., 1965, 125.
Warr W. B. Olivocochlear and vestibular efferent neurons of the feline brain stem: their location, morphology and number determined by retrograde axonal transport and acetylcholinesterase histochemistry.— J. Comp. Neurol., 1975, 161, N 2.

Глава восьмая

Строение глаза зубра и бизона

Данные по строению глаза и особенностям зрения зубра и бизона почти полностью отсутствуют. Имеется несколько замечаний общего характера [Bruech, Arey, 1942; Brukner, 1960, Никитенко и др., 1970]. Указывается, например, на крупные размеры глазного яблока, на не очень высокую плотность распределения фоторецепторов, которые представлены только палочками, на наличие центрального и темпорального полей в сетчатке и на сравнительно толстые оптические нервы. Отмечено, что глаз зубра «настроен» на восприятие с близкого расстояния.

Абсолютные размеры глазного яблока у парнокопытных, кроме представителей семейства нежвачных, довольно велики: диаметр глазного яблока у кабана 18 мм, косули 36, зубра и бизона 43, сайги 36, серны 33, кубанского тура 44, снежного барана — 39, архара — 37,5 мм. Даже на массивной, огромной голове зубра или бизона они очень заметны. Их положение определяется размерами углов между оптическими осями в горизонтальной (110°) и вертикальной (170°) плоскости. В связи с таким положением глаз, а также размерами монокулярного поля зрения и некоторыми другими особенностями (конфигурация костей черепа и зрачка) величина бинокулярного поля зрения у зубра и бизона невелика — примерно 60°; в то же время размеры угла общего поля зрения достаточно большие — около 300°.

Глазное яблоко обоих видов не шарообразно, как у большинства млекопитающих, а обладает явно выраженной асимметрией (рис. 176). В результате этого дорзальные участки сетчатки расположены на 3,5 мм дальше от центра хрусталика, чем центральные и вентральные. У пятнистого оленя, сайги, серны и тура тоже хорошо выражена асимметрия глаза. Кроме того, глазное яблоко несколько уплощено, так как диаметры (вертикальный и горизонтальный) больше длины оси глаза. Однако эта уплощенность незаметна, поскольку очень выпукла роговица, т. е. радиус ее кривизны меньше радиуса кривизны склеры.

Роговица глаза зубра, бизона и ряда других копытных также необычна по своей конфигурации. В плане она напоминает эксцентричный овал; ее назальная часть расширена, а темпоральная несколько сужена. Радиус кривизны роговицы в горизонтальной плоскости больше вертикального, в результате чего угловая протяженность (растр) ее по вертикали составляет 45°, а по горизонтали около 80°. Толщина роговицы во всех участках одинакова и равна 1 мм.

Другой основной составляющей светопередающей системы глаза является хрусталик. У зубра и бизона он довольно плотный. Задняя его поверхность имеет меньший радиус кривизны, чем передний. Соответственно этому передняя, обращенная к роговице, поверхность хрусталика в

значительной мере уплощена, а задняя, обращенная к сетчатке, выпуклая. Отношение длины оси хрусталика к его диаметру равно 0,5. Желтоватая окраска хрусталика может играть роль светофильтра.

Как и у других животных, сосудистая оболочка разделена на три отдела: радужину, цилиарное тело и собственно сосудистую оболочку. В **радужине** присутствуют две мышцы — круговая, суживающая зрачок, и радиальная, расширяющая его. Обе мышцы развиты хорошо, их мышечные волокна образуют компактные пластины. Между отдельными волокнами почти нет межмышечных пространств, заполненных соединительной тканью. Мышечные тяжи сфинктера располагаются концентрически относительно зрачкового края и в основном имеют горизонтальное направление. Форма зрачка зубра и бизона, как и других копытных, горизонтально-овальная. Особенностью радужины копытных является наличие так называемых «черных телец», некрупных каплевидных выростов эпителия радужины, в большей степени развитых на верхнем и в меньшей — на нижнем краях зрачка.

Цилиарное тело представляет собой кольцо, от которого во внутреннюю камеру глазного яблока свисают цилиарные складки. К ним прикрепляется хрусталиковая сумка. Ширина цилиарной зоны глаза зубра и бизона невелика и составляет примерно восьмую часть относительно длины оси глаза. Складки по высоте малы: высота основных складок не более 2 мм. По форме каждая основная складка напоминает треугольную пластину с очень острой вершиной. Между основными складками помещаются более низкие промежуточные и совсем маленькие дополнительные. Всего насчитывается более 220 складок. Все они обильно пигментированы и васкуляризированы. Цинновы связки, которые отходят от складок и края цилиарной зоны, нигде не образуют перекреста.

Кпереди от основания радужины и цилиарного тела и в районе лимба расположен трабекулярный остов, представляющий собой сеть из коллагеновых и эластиновых волокон. Они обильно покрыты пигментным эпителием. Волокна, переплетаясь между собой, образуют плотную губчатую сеть, занимая очень малое пространство между цилиарным телом и склерой. Непосредственно к остову примыкает цилиарная мышца, сильно редуцированная у зубра и бизона (об этом свидетельствует очень малое количество гладких мышечных волокон). Имеющиеся же волокна не образуют компактную кольцевую пластину, и между ними расположены соединительнотканные прослойки.

Собственно сосудистая оболочка глаза рассматриваемых видов состоит из пяти слоев. Она васкуляризирована и обильно пигментирована. Толщина сосудистой оболочки невелика и везде примерно одинакова (0,12—0,15 мм). Ее внутренняя часть выстлана специфическим для ряда групп животных (китообразные, копытные, ластоногие, некоторые хищные) образованием — отражательной оболочкой, тапетумом. Он покрывает верхние две трети дна глазного яблока (рис. 177). У копытных и ластоногих тапетум волокнистый, тогда как у хищных и ластоногих он клеточный. У всех животных главной особенностью этого слоя являются рефлектив-

ные клетки, в которых присутствуют кристаллы гуанина. Обладая высокой отражательной способностью, кристаллы отбрасывают на сетчатку свет, прошедший через нее. Этим объясняется «свечение» глаза у животных в темноте.

Сетчатка (рис. 178, 179) глаза зубра и бизона достигает края цилиарной зоны. Оптически активная ее часть заходит за экватор глазного яблока и составляет примерно 230—235° от окружности глаза. Толщина сетчатки невелика: примерно 270—280 мкм в районе выхода зрительного нерва. По направлению к периферии толщина уменьшается до 150—140 мкм. Пигментный эпителий сетчатки представлен уплощенными шестигранными призмами-клетками. Размещение гранул в пигментном эпителии у рассматриваемых видов своеобразно. Существует связь между расположением тапетума и пигмента на дне глазного яблока. Пигмент имеется там, где нет рефлективных клеток, т. е. в вентральной части дна, а также на крайней периферии сетчатки, прилегающей к цилиарной зоне (см. рис. 177).

Слой рецепторных клеток и их перикарионов достигает наибольшей толщины по сравнению с другими слоями сетчатки (см. рис. 179). Фоторецепторы представлены в основном толстыми и довольно короткими (около 20 мкм) палочками. Их округлые перикарионы диаметром 3,2 мкм характеризуются интенсивной базофилией. Образуя основную массу клеток наружного ядерного слоя, перикарионы палочек довольно плотно распределены: 200 тыс/мм^2 у зубра и 190 тыс/мм^2 у бизона. Они расположены в 6—7 рядов в центральных участках сетчатки. К периферии плотность распределения несколько падает (160—170 тыс/мм^2), а число рядов уменьшается до 4—5.

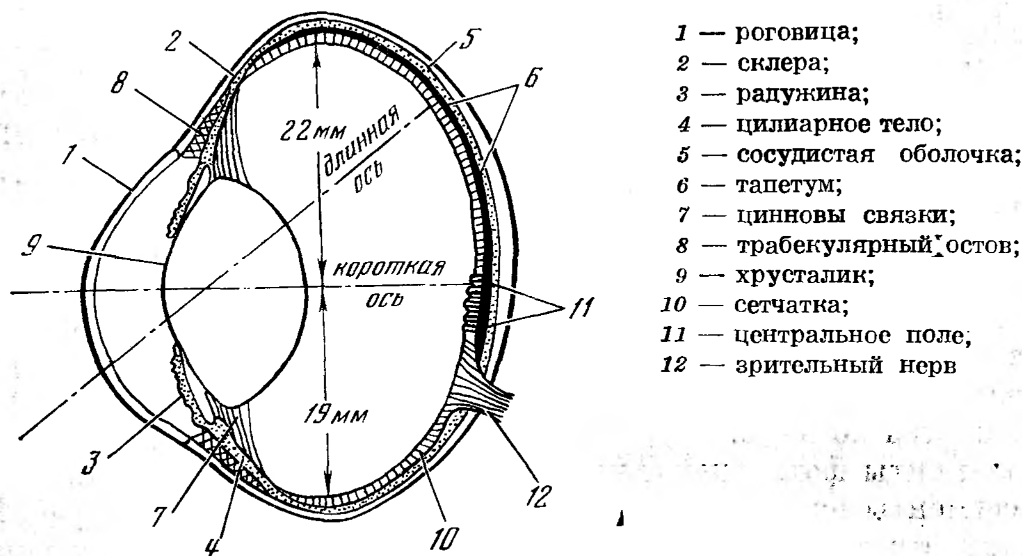
Другие элементы фоторецепторного слоя отличны от описанных выше. Наружные сегменты не палочковидные, а имеют форму конуса (рис. 180). На препаратах отчетливо прослеживается связь этих сегментов с перикарионами более крупных размеров (4,1 мкм) и эллипсовидных по форме. Хроматиновая сеть таких перикарионов более рыхлая, а концентрация глыбок хроматина в ядре невелика. Они образуют четкий подслой, примыкающий к наружной пограничной мембране (см. рис. 178). Указанные морфологические особенности дают право говорить о том, что в сетчатке глаза зубра и бизона имеется не только палочковый аппарат, но и колбочковые рецепторы. Скопления колбочек имеются в двух местах сетчатки. В одном из случае они лежат несколько выше места выхода оптического нерва напротив зрачка, образуя горизонтальный овал, или ленту 1,5 мм высотой и 6 мм длиной. Второе скопление округлое, диаметром 2,5 мм, расположено эксцентрично и темпорально от лентовидного скопления. Плотность распределения колбочек в этих местах у обоих видов равна примерно 50 тыс./мм^2. В других областях сетчатки колбочек очень мало или совсем нет.

Внутренний ядерный слой, образованный уже настоящими нервными элементами, состоит из 4 рядов в центральных частях сетчатки и 2 рядов на периферии. Плотность распределения клеток этого слоя меняется от

80 тыс./мм² в центре до 40 тыс./мм² на периферии. Основную массу слоя составляют перикарионы биполяров. Они мелкие, слегка овальные, с интенсивной базофилией. Амакриновые клетки более крупные и округлые. Они слабее окрашиваются ядерными красителями. Большие овальные ядра горизонтальных клеток очень бедны хроматином. Горизонтальные клетки сильно разрежены, их плотность распределения не превышает 600—800 кл/мм². Они всегда расположены на границе внутреннего ядерного слоя с наружным сетчатым слоем.

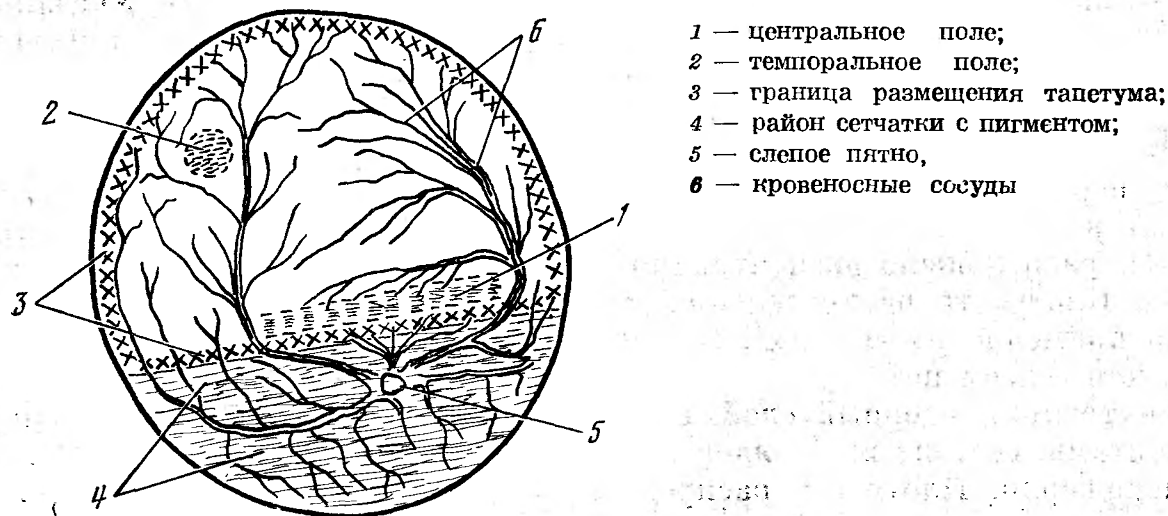
Ганглиозный слой во всех участках сетчатки глаза зубра и бизона на радиальных срезах состоит из одного ряда клеток. На периферии ганглиозные клетки отделены одна от другой значительными межнейронными

Рис. 176. Схематическое изображение глазного яблока



1 — роговица;
2 — склера;
3 — радужина;
4 — цилиарное тело;
5 — сосудистая оболочка;
6 — тапетум;
7 — цинновы связки;
8 — трабекулярный остов;
9 — хрусталик;
10 — сетчатка;
11 — центральное поле;
12 — зрительный нерв

Рис. 177. Схематизированное изображение дна глазного яблока



1 — центральное поле;
2 — темпоральное поле;
3 — граница размещения тапетума;
4 — район сетчатки с пигментом;
5 — слепое пятно,
6 — кровеносные сосуды

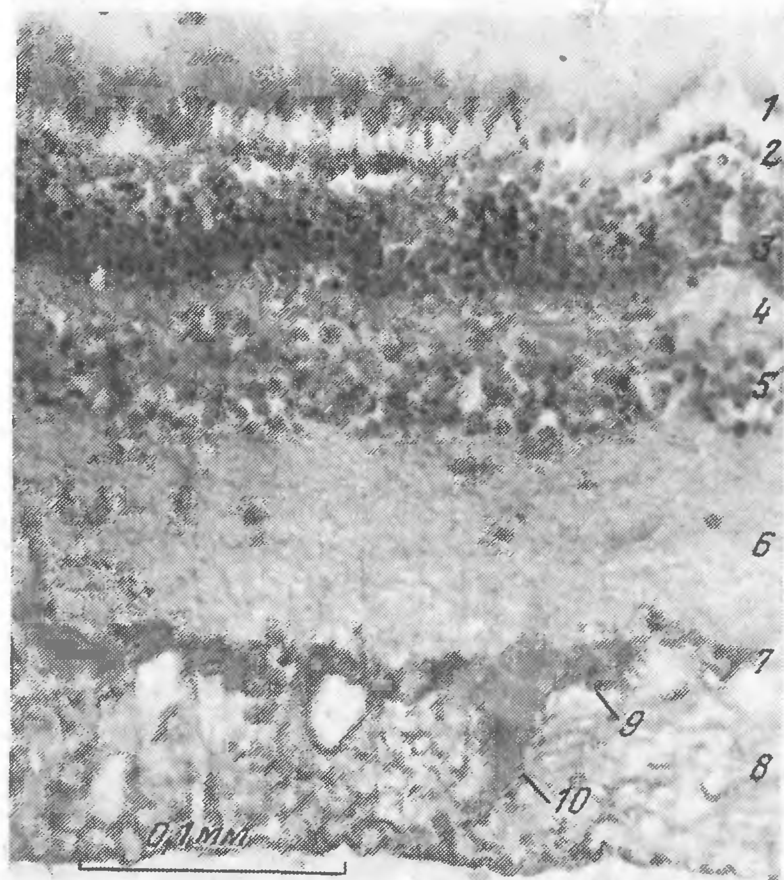


Рис. 178. Участок поперечного среза сетчатки вне центрального поля

1 — фоторецепторы;
2 — подслой перикарионов колбочек;
3 — наружный ядерный слой;
4 — наружный сетчатый слой;
5 — внутренний ядерный слой;
6 — внутренний сетчатый слой;
7 — слой ганглиозных клеток;
8 — слой нервных волокон;
9 — ганглиозная клетка;
10 — гигантская ганглиозная клетка

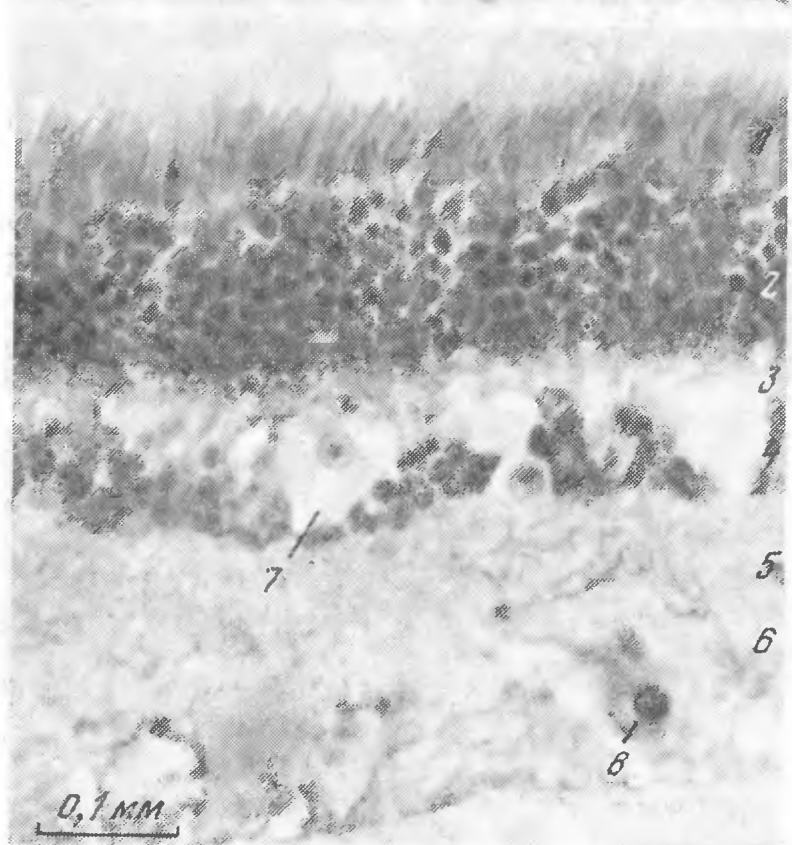


Рис. 179. Участок поперечного среза сетчатки в районе центрального поля

1 — фоторецепторы;
2 — наружный ядерный слой;
3 — наружный сетчатый слой;
4 — внутренний ядерный слой;
5 — внутренний сетчатый слой;
6 — слой ганглиозных клеток;
7 — горизонтальная клетка;
— гигантская ганглиозная клетка

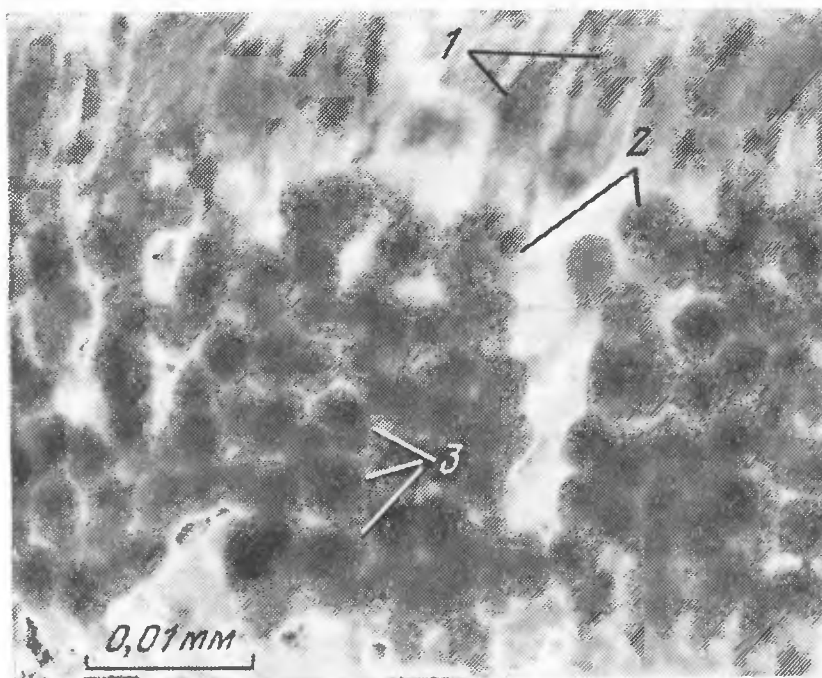


Рис. 180. Наружный ядерный слой и фоторецепторы в поперечном срезе сетчатки

1 — колбочки;
2 — перикарионы колбочек;
3 — перикарионы палочек

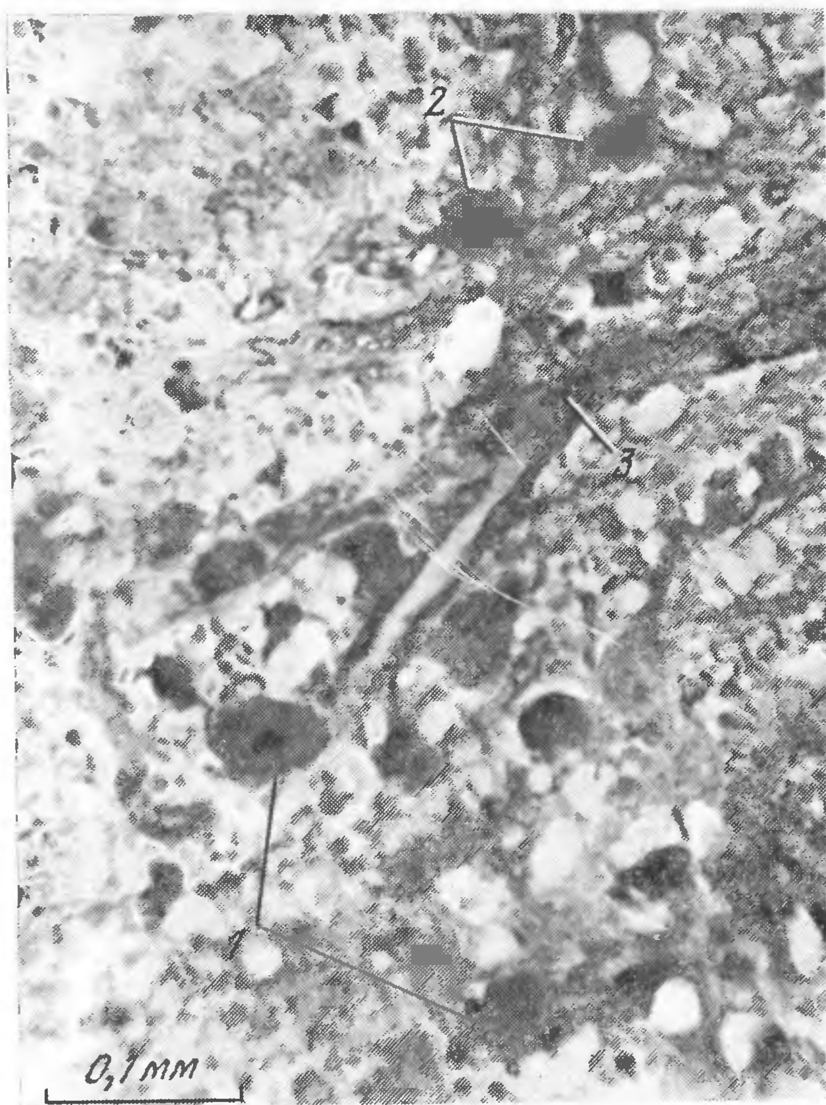


Рис. 181. Участок тангенциального среза сетчатки в слое ганглиозных клеток

1 — гигантская ганглиозная клетка;
2 — ганглиозная клетка;
3 — кровеносные сосуды

промежутками. Можно выделить (см. рис. 178, 181) очень крупные. диаметром 50—60 мк — мультиполярные клетки с хорошо окрашиваемыми 5—6 начальными отделами дендритов. Второй тип — мелкие (диаметр 20—25 мкм) округлые клетки. Число их в 4—5 раз превышает число гигантских клеток. В связи с тем, что в сетчатке глаза зубра и бизона имеются области с повышенной плотностью распределения ганглиозных клеток (около 4 тыс./ мм^2), расположенные в тех же местах, где и перикарионы колбочковых рецепторов, следует говорить о наличии специализированных полей сетчатки: центрального и темпорального. В других участках сетчатки плотность распределения ганглиозных клеток гораздо ниже, всего 0,5 тыс/мм^2. Соотношение ганглиозных клеток и фоторецепторов в специализированных участках равно у зубра 1 : 50, а в остальных местах — 1 : 340, у бизона соответственно — 1 : 45 и 1 : 320. Эти соотношения указывают на относительно невысокую морфологическую степень суммации нейронных элементов сетчатки даже в ее периферических районах.

Изучение особенностей зрения позвоночных показывает, что положение глаз на голове и размеры углов поля зрения (бинокулярного и общего) в большой степени связаны с экологической спецификой животных. Можно выделить два основных типа зрения: панорамное и стереоскопическое. Например, большой размер угла бинокулярного поля, т. е. стереоскопическое зрение, позволяет приматам совершать тонкие координированные движения передними конечностями, легко передвигаться по деревьям и т. п. Однако размер общего поля зрения у них мал. Для животных с большими углами общего поля зрения характерно панорамное восприятие при незначительной роли зрения двумя глазами, т. е. стереоскопии. При этом панорамное зрение (общее поле у грызунов достигает 360°, а у копытных от 300° до 350°) помогает вовремя обнаружить опасность. Нами отмечено, что размер угла общего поля зрения больше для обитателей открытых биотопов (суслики), чем для закрытых (белки, бурундук). Сравним размеры поля зрения у зубра и лошади. Размеры общего поля зрения у лошади 350°, бинокулярного — 30° [Walls, 1942], у зубра соответственно 300° и 60°. При этом следует заметить, что участки обитания лошади до одомашнивания — степь и полупустыня. А для обитания зубра характерны разреженные лиственные леса с полянами и открытыми пространствами, лесостепь [Гептнер, Наумов, 1961].

Панорамное восприятие, или панорамный тип зрения, нашел отражение и в строении сетчатки глаза животных. Горизонтально-овальная форма центрального поля, называемая еще областью ленточного типа, имеется кроме рассматриваемых видов и у других копытных (лошадь, буйвол, бык, овца, коза, антилопа), у кролика и беличьих. У некоторых хищных (кошки, собаки, медведи) и у приматов форма центрального поля округлая, и для этих животных характерно стереоскопическое восприятие. Считается, что ленточный тип связан с панорамным зрением, а округлый — с бинокулярным. Присутствие же у копытных двух специализиро-

ванных полей в сетчатке может свидетельствовать о наличии у этих животных не только панорамного восприятия, но и стереоскопического.

При анализе строения сетчатки основное внимание было обращено на выявление количественных соотношений нейронных элементов. Известно, что для сетчатки глаза ночных животных характерно значительное преобладание палочек над колбочками и очень большая морфологическая степень суммации (количественное соотношение ганглиозных клеток и фоторецепторов). В сетчатке дневных животных наблюдается преобладание колбочек над палочками и малая морфологическая степень суммации нейронных элементов. Кроме того, у некоторых из них (приматы, ряд грызунов) в пределах центрального поля имеется углубление — область с очень высокой остротой зрения. Функционально зрение дневных животных характеризуется высокой остротой и малой светочувствительностью, а ночных — высокой светочувствительностью и малой остротой зрения. Таким образом, структурно-функциональные свойства органа зрения в пределах этих двух экологических групп прямо противоположны. Но коль скоро большинство млекопитающих не имеет строгой суточной активности, то в глазе этих животных сочетаются признаки, определяющие ночной и дневной тип зрения. Такое сочетание признаков наблюдается в глазах зубра и бизона. Однако мы склонны считать, что сетчатка глаза этих видов адаптирована к условиям пониженной освещенности (малое число ганглиозных клеток, сравнительно большая плотность распределения фоторецепторов, тапетум).

Острота зрения у обоих животных, видимо, невысока даже в пределах специализированных полей, поскольку у видов с хорошей остротой зрения в этих областях на одну ганглиозную клетку приходится всего 1—5 фоторецепторов. Невысокая острота может быть связана и с присутствием в них (полях) гигантских ганглиозных клеток. В литературе имеются некоторые данные об остроте зрения ряда копытных, других животных и человека: осел — 8,5′, олень — 11,3′, коза — 9,5′, антилопа — 11′, слон — 10′, кошка — 5,5′, ластоногие — 6′—9′, макака-резус — 34″, шимпанзе — 28″, человек — 26″ [Schusterman, Balliet, 1971]. Таким образом, пороги различения у копытных ниже, чем у приматов, но вполне сопоставимы с таковыми других животных.

При изучении светопередающей системы важно знать угловую протяженность (растр) роговицы, так как обнаружена связь между этим значением и характером суточной активности животного. Наибольший растр обычно имеют животные с ночной активностью, несколько меньший — с полифазным ритмом активности еще меньший — с дневной. Угловая протяженность роговицы глаза зубра и бизона характерна именно для животных с полифазным ритмом суточной активности.

У многих животных с таким ритмом активности имеется одна или две области с повышенной остротой зрения и относительно слабой светочувствительностью. Весьма вероятно, что возникновение тапетума у копытных явилось средством, компенсирующим невысокую светочувствительность сетчатки. Интересно, что тапетум отсутствует у животных из

семейства свиней (ночные животные, у которых зрение явно не ведущий анализатор) и у мозоленогих (дневные животные с хорошо развитым зрением). У остальных же копытных, большинство из которых имеет полифазный ритм суточной активности, обнаружен тапетум.

Повышение светочувствительности сетчатки требует, однако, механизмов, обеспечивающих ее защиту от избыточной освещенности. У ряда млекопитающих это достигается сильным сокращением зрачка (хищные, ластоногие, китообразные). Зрачок глаза копытных тоже способен к сокращению, но не в такой степени, как у указанных групп. У копытных имеются «черные тела» — выросты эпителия радужины по краю зрачка. У лошади они расположены только по верхнему краю. У большинства других копытных, в том числе у зубра и бизона, они есть и на верхнем, и на нижнем краях. Несомненно, что эти выросты в какой-то мере ограничивают световой поток и защищают сетчатку.

Существует два основных способа аккомодации, о чем упоминалось ранее [Андреев, 1975]. Аккомодация путем активного или пассивного изменения кривизны преломляющих поверхностей хрусталика в глазах зубра и бизона невозможна. Это следует из того, что аккомодационный аппарат подвергся явной редукции: очень слабо развиты аккомодационные мышцы и трабекулярный остов, и кроме того, цинновы связки не образуют перекреста.

Второй способ аккомодации глаза позвоночных связан с изменением расстояния между хрусталиком и сетчаткой. Отмечалось, что глазное яблоко зубра и бизона характеризуется заметной асимметрией, и разница между длинной оптической осью и короткой равна 3,5 мм. Из этого следует, что предметы, расположенные на разном расстоянии в поле зрения, фокусируются разными секторами сетчатки. Из оптики известно, что чем дальше от линзы расположена точка, тем ближе к линзе находится плоскость, на которой получается ее изображение. Следовательно, у рассматриваемых видов дистантное зрение осуществляется по короткой оси, т. е. центральными и вентральными участками сетчатки, а ближнее зрение — по длинной оси (дорзальными участками). Так, часто лошадь при приближении человека вскидывает голову. Обычно полагают, что это реакция испуга, но, по нашему мнению, происходит это по другой причине. Лошадь пытается рассмотреть близко стоящего человека, и вскидывание головы связано с фокусировкой. Животное пытается «поймать» в фокусе человека именно дорзальными участками сетчатки, на которые проецируются близкие объекты. Сходную реакцию мы наблюдали в вольере у лосей, чье глазное яблоко асимметрично, как у зубра и бизона.

Итак, в глазах зубра и бизона имеется сочетание признаков, характерных для ночного и дневного типов зрения. Зрение этих животных может играть существенную роль при стадном общении, при анализе окружающей обстановки. Вследствие того, что строение глаза зубра и глаза бизона весьма сходно, можно сделать предположение, что при нормальных, естественных условиях существования этих видов в прошлом места их обитания были очень похожими.

Литература

Андреев Ф. В. К вопросу о механизмах аккомодации глаза некоторых китообразных и ластоногих. Морские млекопитающие. Матер. 6-го Всесоюз. совещ., ч. 1. Киев: Наукова думка, 1975.

Гептнер В. Г., Наумов Н. П. Млекопитающие Советского Союза. М.: Высшая школа, 1961, т. 1.

Никитенко М. Ф., Володько Я. Т., Звездина Л. Ф., Лешко А. А. Головной мозг парнокопытных. Минск: Наука и техника, 1970.

Bruech S., Arey L. The number of myelinated and unmyelinated fibers in the optic nerve of vertebrates.— J. Comp. Neurol., 1942, 77, 3.

Brukner R. Beiträge zur Biologie des Auges. 2. Mitteilung.— Biol. Zbl., 1960, 80, 2.

Schusterman R. J., Balliet R. F. Aerial and underwater visual acuity in the California Sea Lion as a function of luminance.— Ann. N. Y. Acad. Sci., 1971, 188.

Walls G. L. The vertebrate eye and its adaptive radiation. Michigan: Bloomfield Hills, 1942.

Глава девятая

Морфология пищеварительного тракта зубра

Известно, что пищеварительная система является системой органов, обеспечивающих энергетический обмен животного, и, следовательно, функция ее осуществляется во взаимодействии со средой обитания животного. В настоящее время, в век технического прогресса, дикие жвачные во всем мире находятся под большим антропогенным воздействием. В полной мере это относится к зубрам, которые 30 лет назад находились на грани исчезновения и сохранились только благодаря большой заботе человека.

В нашей стране при восстановлении численности зубры сначала содержались в загонах и лишь последние 18—20 лет бóльшая их часть находится в свободном состоянии и только изредка в небольшом количестве получает подкормку от человека. Весь исследованный нами материал получен от зубров так называемого вольного содержания в Кавказском и Хоперском заповедниках.

Еще К. И. Врублевский [1912] на основании тщательного анализа содержимого желудков зубров и исследования состояния растительности Беловежской пущи пришел к выводу, что зубр является травоядным животным (в отличие от благородных оленей, которых он отнес к древесноядным), так как в содержимом желудка зубра было древесного корма 1,1%, а травяного корма — 98,9% (у второго зубра, по данным Врублевского [1912] древесный корм составлял 1,4%, а травяной — 98,6%). Этот анализ содержимого желудка зубров относится к началу октября, т. е. к периоду прекращения вегетации травяной растительности.

М. А. Заблоцкий [1949], ссылаясь на Я. Жабинского, считал, что древесный корм служит основным кормом зубрам во все времена года. За прошедшие годы в различных местах восстановления зубра в нашей стране исследовалось питание зубра, правда, чаще с качественной его стороны, чем с количественной.

Такие работы [Заблоцкая Л. В., 1957; Александров, Голгофская 1965; Корочкина, 1966, 1969, 1971а, 1971б, 1971, 1974] показали, что начиная с весны и до ноября в питании зубров доминирует травянистая растительность, а древесно-кустарниковую они используют с конца ноября до апреля. Видимо. зубра надо отнести к животным, преимущественно питающимся травяными кормами. Л. В. Заблоцкой [1957] показано, что гибридные зубры высокой кровности по зубру и чистопородные зубры по своему кормовому режиму ничем не отличаются. Все исследованные нами зубры были гибридными, высокой кровности по зубру. Таким образом, мы считаем возможным полученные нами данные интерполировать на чистокровных зубров.

Таблица 30. Сроки добычи, возраст и длина тела исследованных зубров

№	Дата забоя	Пол	Возраст, лет	Вес, кг	Длина тела, см		Длина кишечника, см			
					общая	косая	общая	тонкого	толстого	слепой кишки
1	16.IV 73	♀	9	—	240	149	4060	2964	992	76
2	16.IV 73	♀	4	—	238	155	4272	3350	830	99
3	17.IV 73	♂	2	278	230	147	3778	2938	765	75
4	17.IV 73	♂	1	148,5	165	110	3564	2830	670	64
5	18.IV 73	♂	11 мес.	124	170	100	3640	2825	750	65
6	19.IV 73	♂	13 мес.	205	180	122	3948	3018	858	72
7	27.I 75	♂	8	700	283	—	3904	2599	1200	105
8	15.VII 74	♂	17	—	305	194	5894	4611	1160	123
9	16.I 74	♀	8	—	—	—	4982	3633	1273	76

Примечание

Зубры *1—7* добыты в Хоперском заповеднике, *8* — в Приокско-Террасном заповеднике, а *9* — в Мордовском заповеднике. Хотя все зубры находились на свободном выпасе, они по своим размерам и длине кишечника и его отделов различаются, что говорит о питании различными кормами. В табл. 31 даны размеры преджелудков у этих животных, определяемые нами двумя перпендикулярными диаметрами.

Все исследованные животные (табл. 30) были забиты в зимнее время. Нами исследовались пищевод, преджелудки, кишечник. Врублевский [1912] показал различие в строении зубов у быков и оленей и связывал эти различия с поеданием совершенно различной пищи. Как и у оленей, у зубров тип коренных зубов гипсодонтный, но у зубров коренные призматические, длинные, с корнями, закрывающимися лишь в глубокой старости. Цемент между эмалевыми луночками у зубров заполняет все пространство и это способствует значительно более раннему возникновению функции пережевывания, чем у оленей.

Длина зубного ряда коренных у зубров относительно длины челюсти меньше, чем у оленей. Зубы зубров рассчитаны на работу над кормом большого объема, но не твердого корма.

Желудок зубра, как у всех жвачных, состоит из четырех отделов: рубца, сетки, книжки и сычуга. Рубец — это наиболее крупный отдел преджелудков, и у взрослого животного он достигает более 80% всего объема желудков. По мере развития рубца в нем появляется смешанная популяция бактерий и простейших, способствующих бродильным процессам. Установлено большое разнообразие видов микроорганизмов в рубце, причем доля каждого вида микроорганизмов зависит от рациона кормов, поедаемых животным. Рубец можно рассматривать как большую бродильную камеру, которая обеспечивает подходящую среду для непрерывного развития популяций микроорганизмов и брожения кормов. Этому способствует: 1) частое поглощение корма зубрами, т. е. регулярное поступле-

ние субстрата для микроорганизмов, 2) растворимые продукты жизнедеятельности микроорганизмов легко всасываются в кровь через стенку рубца и поэтому не накапливаются и не подавляют действия ферментов, 3) температура в рубце поддерживается на уровне 38—42° с помощью терморегулирующих механизмов животного, 4) объем содержимого рубца регулируется периодическим прохождением жидкой части содержимого в книжку через отверстие между сеткой и книжкой. Этим путем удаляются из рубца мелкие частицы корма и часть популяции микроорганизмов. Зубры, как и все жвачные, выделяют большое количество слюны, которая богата бикарбонатами и другими ионами. Слюна является главным фактором в поддержании объема жидкости, постоянства pH и ионного состава в рубце.

Съеденный корм задерживается в сетке и рубце зубра до тех пор, пока не приобретет тонкой консистенции, затем пищевая масса медленно переходит в нижележащие отделы пищеварительного тракта. Знания функции книжки и сычуга еще недостаточно полны, но главные особенности процессов, связанных с прохождением содержимого через книжку и сычуг в тонкий кишечник, уже известны. Полужидкое содержимое поступает из сетки в книжку, где оно сильными и частыми сокращениями уплотняется и растирается, при этом 60—70% воды всасывается. Затем пищевая масса уже в более плотной консистенции поступает в сычуг, где выделяется желудочный сок, чем балансируется потеря жидкости в книжке. Сокращениями сычуга достигается некоторое перемешивание пищевой массы. Под влиянием содержащейся в желудочном соке соляной кислоты pH содержимого сычуга снижается до 1,5—3,0. В такой кислой среде простейшие из рубца при переходе в сычуг разрушаются, а некоторые бактерии погибают.

Главной функцией рубца является переваривание содержащейся в корме клетчатки, которое осуществляется с помощью целлюлолитической активности популяции микроорганизмов.

В типе строение пищеварительного тракта у всех жвачных одинаково: все имеют преджелудки, собственно желудок, кишечник, пищеварительные железы. Но величина преджелудков, характер расположения мускульного и слизистого слоев, его толщина, размеры, форма и характер выростов слизистой у разных видов различна. Такие же различия имеются и в собственно желудке — сычуге и кишечнике и его отделов. Еще больше различий имеется в характере слизистой: эпителий всех преджелудков имеет большое количество выростов — сосочков, форма которых и величина у разных видов различна. Собственный слой рубца врастает в эпителий слизистой многочисленными соединительнотканными сосочками, а мышечный слой слизистой представлен лишь отдельными пучками в основании сосочков. Мышечный слой стенки рубца представлен внутренним кольцевым и наружным продольным слоями. Аналогичное строение в типе имеют и другие преджелудки — сетка и книжка.

Размер диаметров рубца взрослых зубров колеблется от 51 до 109 см (табл. 31). Вес рубца с содержимым составляет 10—11%. Рубец зубра

Таблица 31. Диаметр преджелудков зубров

№	Пол	Возраст, лет	Диаметр преджелудков, см			Кривизна сычуга, см	
			рубец	сетка	книжка	большая	малая
1	♀	9	63×67	45×43	30×24	90	51
2	♀	4	51×52	45×58	26×27	74	40
3	♂	2	73×63	19×41	22,5×20	70	40
4	♂	1	50×45	40×22	19×18,5	51,5	35
5	♂	11 мес.	50×46	36×22	18×16,5	45,5	33
6	♂	13 мес.	41×41	31×41	23×23	52	36
7	♂	8	105×89	—	—	82	58
8	♂	17	109×91	64×34	34×42	65	51
9	♀	8	87×64	24×21	42×28	98	66

имеет очень мощный мускульный слой, который значительно мощнее слизистого. Толщина мускульного слоя достигает 6—7 мм, а слизистого 4—5 мм. Сосочки слизистой тонкие, длинные, светло-желтого цвета, они вытянутой ланцетовидной формы, на конце несколько расширенные. На 1 см^2 поверхности рубца число их достигает 70—80 (рис. 182).

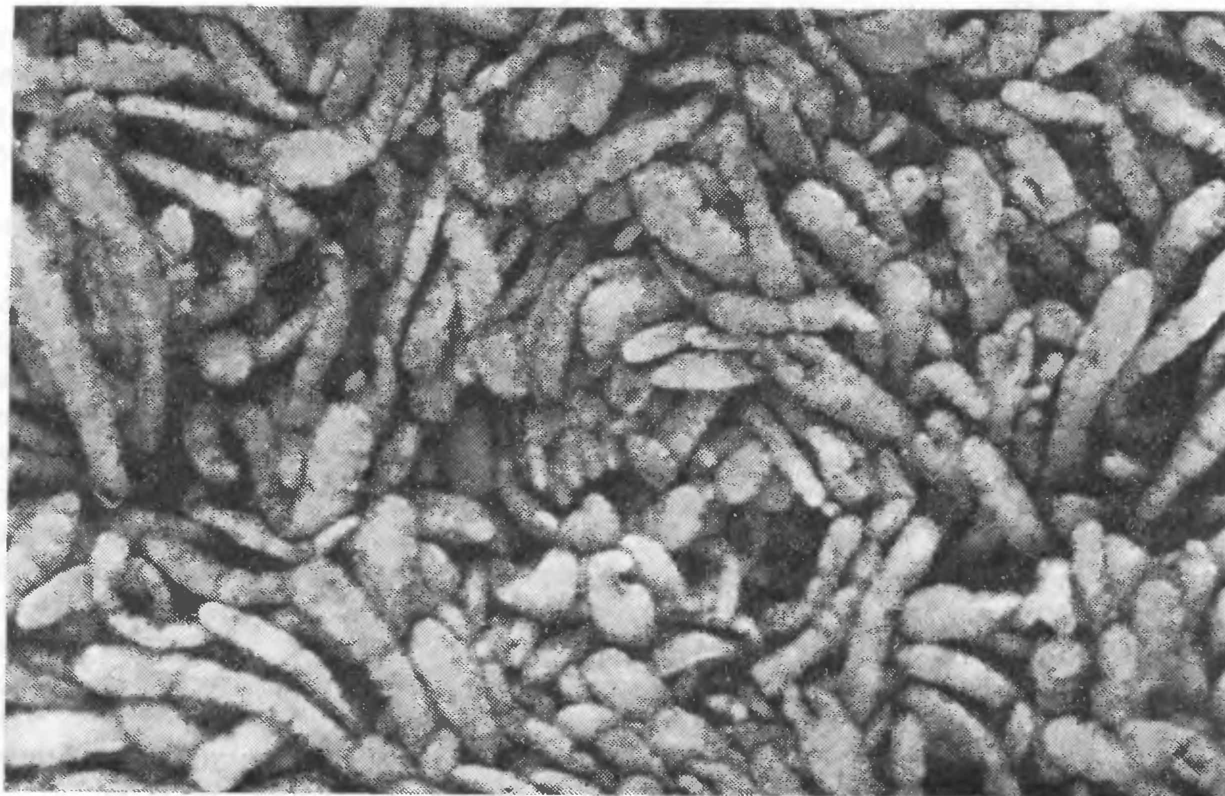
Соединительная ткань в стенке рубца плотная, в местах отхождения выростов соединительной ткани к мускулатуре и в основании сосочков имеется по нескольку кровеносных сосудов калибром от 14 до 80 мкм. Снаружи сосочек рубца одет слоем ороговевшего эпителия из 8—10 рядов плоских клеток. Затем идет ряд крупных полых клеток с включением зерен кератина, и только за ним начинается слой растущего эпителия, который отдельными языками врастает в соединительную ткань. Выросты эпителия в соединительной ткани внешне похожи на трубчатые железы с протоками, хотя известно, что желез в рубце нет. В стенке рубца эпителий также врастает в соединительную ткань и также по форме в виде образований, похожих на трубчатые железы, только более коротких, чем в сосочке. В соединительной ткани около окончания такого образования имеются протоки, открывающиеся в полость рубца. Ширина сосочка рубца не превышает 0,8—1,0 мм. Основная часть сосочка (до 63%) представлена эпителием, а центральная часть его выполнена соединительной тканью.

В соединительнотканном слое стенки рубца имеются большие протоки, напоминающие по внешнему виду протоки кардиальных желез. Такие же протоки, но меньшего размера, имеются и в соединительнотканном слое, у основания сосочков рубца и в центре самого сосочка. Лимфатические сосуды имеются как в проксимальной, так и в дистальной части сосочка. Вершина всех сосочков представлена эпителием и протоками, а соединительная ткань в вершине сосочка — лишь отдельными ветвями.

Сетка (рис. 183), как и рубец, имеет мощный мускульный слой, толщина которого достигает 6 мм, и он почти в 3 раза превышает толщину слизистого слоя внутри ячеек. Такой толстый мускульный слой сетки свидетельствует, что сетка выполняет большую механическую работу по перемешиванию и перетиранию корма. Диаметр ячеек сетки очень большой — 17—29 мм. Перегородки между ячейками резко выражены, высота их достигает 3 мм, они усажены острыми сосочками. Внутри перегородок проходят мышечные тяжи, так что каждая ячейка может самостоятельно сжиматься и разжиматься. Дно ячеек так же усажено острыми сосочками, высота их внутри каждой ячейки различна (рис. 184). Наиболее крупные сосочки расположены диффузно, не более 67 на 1 см^2; пространство между крупными сосочками покрыто более мелкими сосочками, но также отличающимися друг от друга размерами — 0,4, 0,6, 0,7 мм. Форма сосочков сетки отличается от формы сосочков рубца, по форме они напоминают острые шипы. Как и у всех быков, у зубра внутри ячеек сетки имеются менее мощные перегородки — трабекулы 1 и 2-го порядков. В стенке сетки толщина мускулатуры достигает 91%, а соединительная ткань — не более 8%. Совсем незначителен слой эпителия — не более 1% общей толщины сетки.

Вся поверхность сосочков сетки покрыта кутикулой, а сами сосочки представлены эпителием и соединительной тканью. В собственном слое сетки расположены сосуды венозные и артериальные, заполненные фор-

Рис. 182. Поверхность слизистой рубца, покрытая сосочками



менными элементами крови, а в основании каждой перегородки также имеются крупные венозные сосуды. В каждой перегородке имеется тяж мускулатуры ($d = 0,7-0,8$ мм). Соединительная ткань в перегородке заполнена кровеносными сосудами, расположенными в различных направлениях. Перегородка в основном состоит из мускулатуры — до 66%, соединительная ткань и эпителий составляют соответственно 18 и 16%. Во всех сосочках, на границе соединительной ткани и эпителия много мелких лимфатических сосудов. По наружному краю сосочков имеются просветы типа просветов протоков в рубце. Таким образом, слой соединительной ткани в сетке отличается от такового в рубце большим количеством кровеносных и лимфатических сосудов.

Книжка зубров крупная, компактная, имеет, как все быки, четыре порядка листков. Большие листочки книжки очень широки, а средние, малые и маленькие относительно узки. Толщина листков книжки зубра небольшая. Поверхность листочков книжки покрыта округлыми выростами, а не заостренными сосочками (рис. 185). В поперечном разрезе листок книжки имеет вид неровной поверхности (рис. 186, 187). Ширина листков книжки относится, как 100 : 60 : 20 : 8.

Листочки книжки состоят снаружи из эпителиальных полых клеток местами заполненных секретом. Центр листка представлен соединительной тканью и мускулатурой. Последняя представлена двумя продольными тяжами, разделенными соединительной тканью, в которой расположены огромные венозные сосуды. Толщина листка 1-го порядка 500—600 мкм, но в местах выпуклостей сосочков толщина его достигает 750 мкм. Выпуклостям на поверхности листка в его толще соответствуют по два мощных мускульных пучка, часть периферийных волокон которых заходит в толщу выпуклости. Соединительная ткань и мускулатура в большом листке имеют примерно одинаковую ширину (45 и 40%), а ширина эпителиального слоя не превышает 15%. На границе с соединительной тканью эпителий образует группы железистых клеток, выделяющих секрет в протоки, выходящие в пространство между листками книжки.

Как правило, содержимое книжки представлено жидкой кашицей, в которой отсутствуют древесные опилки.

Сычуг, большой, продольно вытянутый, достигает в длину 70—80 см. Внутренняя поверхность его вся покрыта сетью мелких невысоких складок, высота которых не превышает 4—5 мм (рис. 188). Мощный слизистый слой сычуга представлен донными и пилорическими железами. Донные железы расположены в основании слизистого слоя, а средняя часть слизистого слоя представлена пилорическими железами. У поверхности слизистого слоя расположено большое количество главных и обкладочных клеток. Слизистый слой сычуга в 2—3 раза мощнее соединительнотканного слоя. Мышечный слой в сычуге развит слабо. В соединительнотканном слое много кровеносных сосудов. Мышечный слой представлен только слоем продольных мышц, а слой кольцевых мышц отсутствует. В складках сычуга под соединительнотканным слоем много мышечных элементов, которые в верхней части складки образуют несколько порций

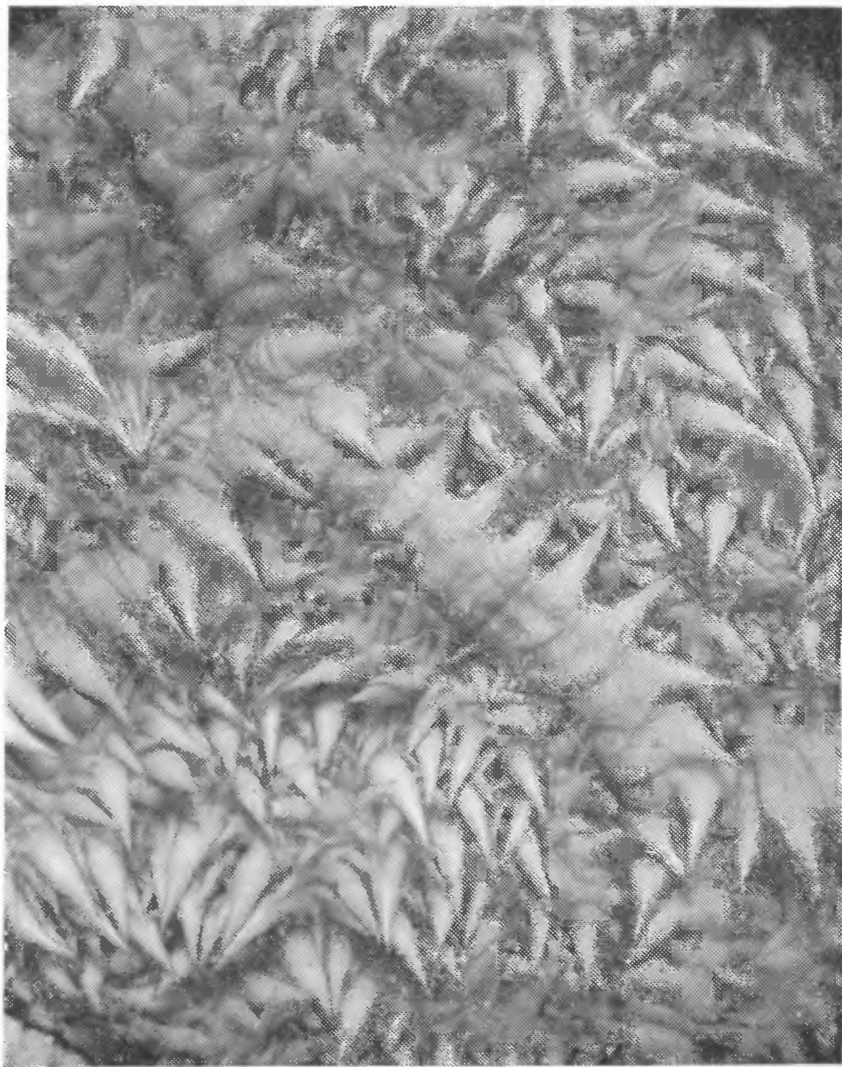


Рис. 183. Поверхность слизистой сетки. Видны дополнительные перегородки внутри ячейки

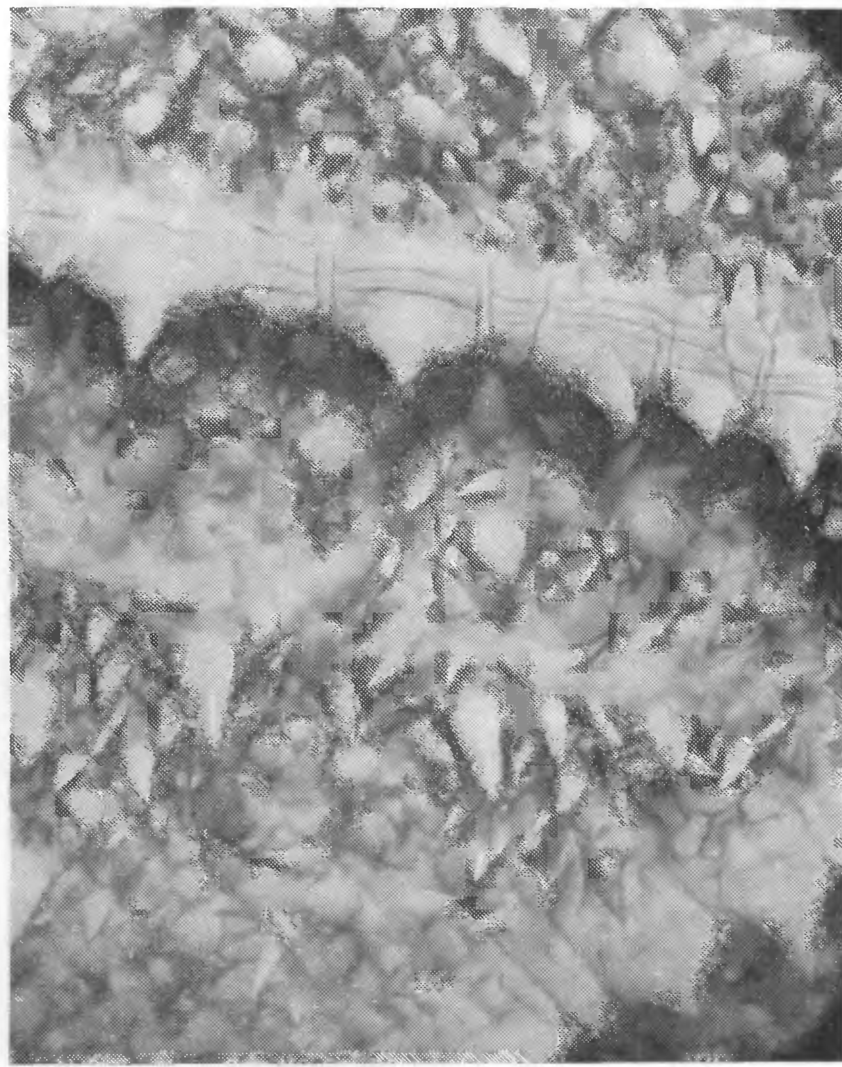
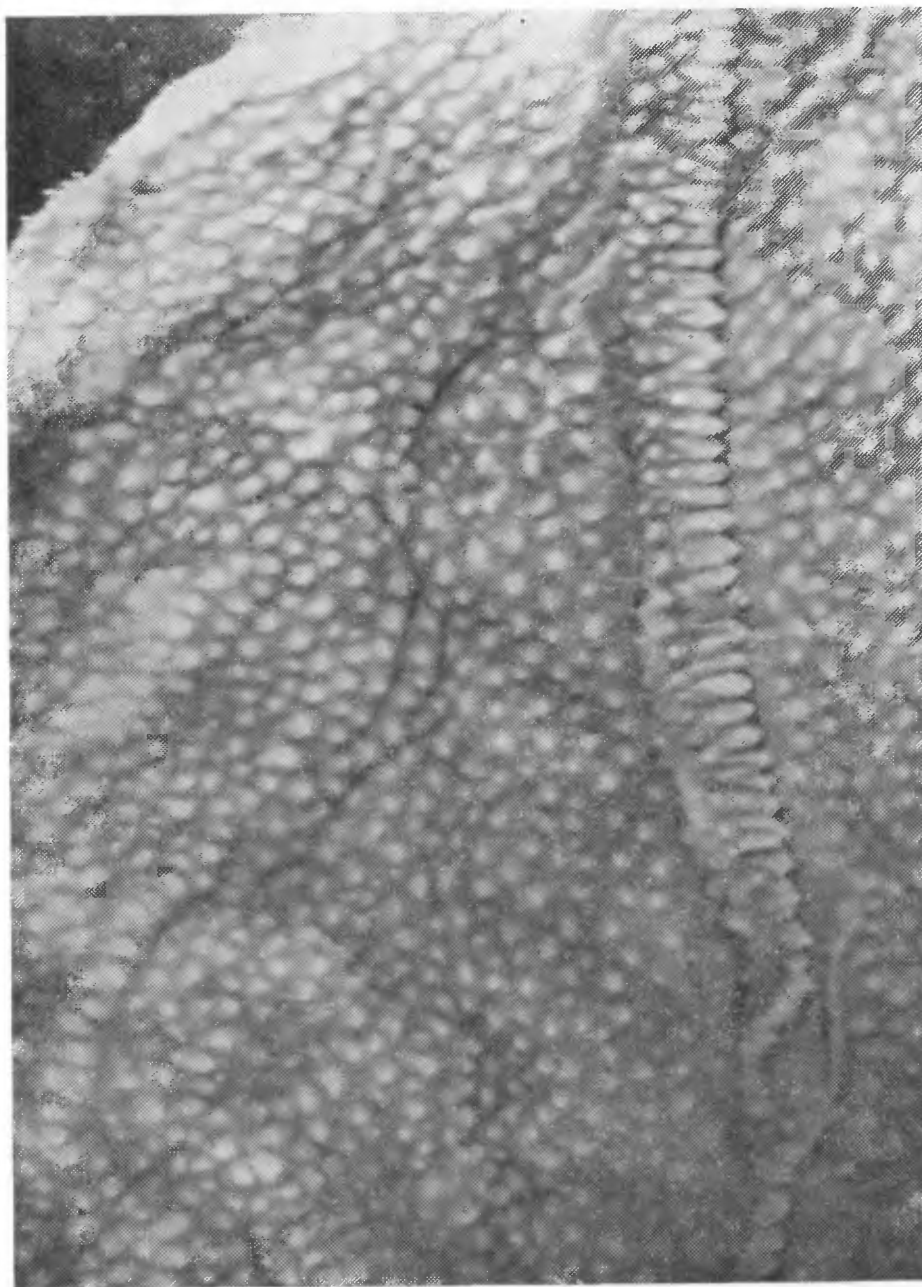


Рис. 184. Ячейка сетки. Видны конусообразные сосочки разного размера

мышц, которые, сокращаясь, обеспечивают подвижность складок сычуга.

Длина кишечника зубра достигает 35—40 м. Впервые сопоставление длины кишечника зубра и благородного оленя сделал Врублевский [1912], придя к выводу, что относительная длина кишечника зубра в Беловежской пуще значительно больше, чем у благородного оленя. В 40-е годы было сделано много работ на сельскохозяйственных животных, в которых было показано, что различия в относительной длине кишечника и его отделов зависят от рациона кормления животных с большим или меньшим добавлением грубых и сочных кормов. М. А. Величко [1939] на грызунах

Рис. 185. Поверхность большого листка книжки



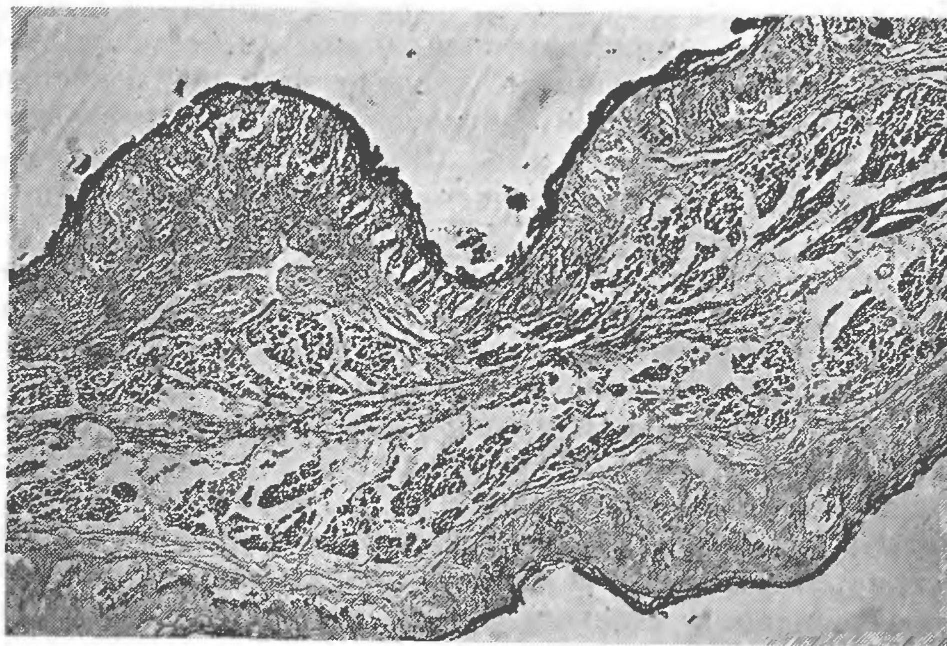


Рис. 186. Поперечный разрез через листок 1-го порядка книжки



Рис. 187. Поперечный разрез через листок 2-го порядка книжки

были показаны особенности строения пищевода и желудка в зависимости от питания травянистыми или зерновыми кормами. Е. И. Наумовой [1968, 1969, 1972] при детальном исследовании подтверждены и дополнены эти данные на грызунах и зайцеобразных. Нами [Саблина, 1959а, б, 1960, 1961, 1962а, б, в, 1965, 1967, 1970] показано различие относительной длины тонкого и толстого кишечника у некоторых видов оленевых и оленьков; эти различия связывались нами с различиями в поедаемых кормах. Во всех работах, как на сельскохозяйственных животных, так и на представителях дикой фауны, прослеживалась одна закономерность — при питании преимущественно травянистыми кормами относительная длина тонкого кишечника была больше, чем при питании древесными или зерновыми, концентрированными кормами. Известно, что всасывание в кишечнике [Файтельберг, 1969] совершается в результате активной деятельности эпителия слизистой кишечника. Е. И. Синельникова, Л. А. Семенюк и М. К. Работнова [1955] показали, что бродильные процессы у жвачных происходят в рубце и слепой кишке. Значение слепой кишки в процессе переваривания зеленого корма у полевок показали М. А. Величко и

Рис. 188. Поверхность слизистой сычуга, видны мелкие складки

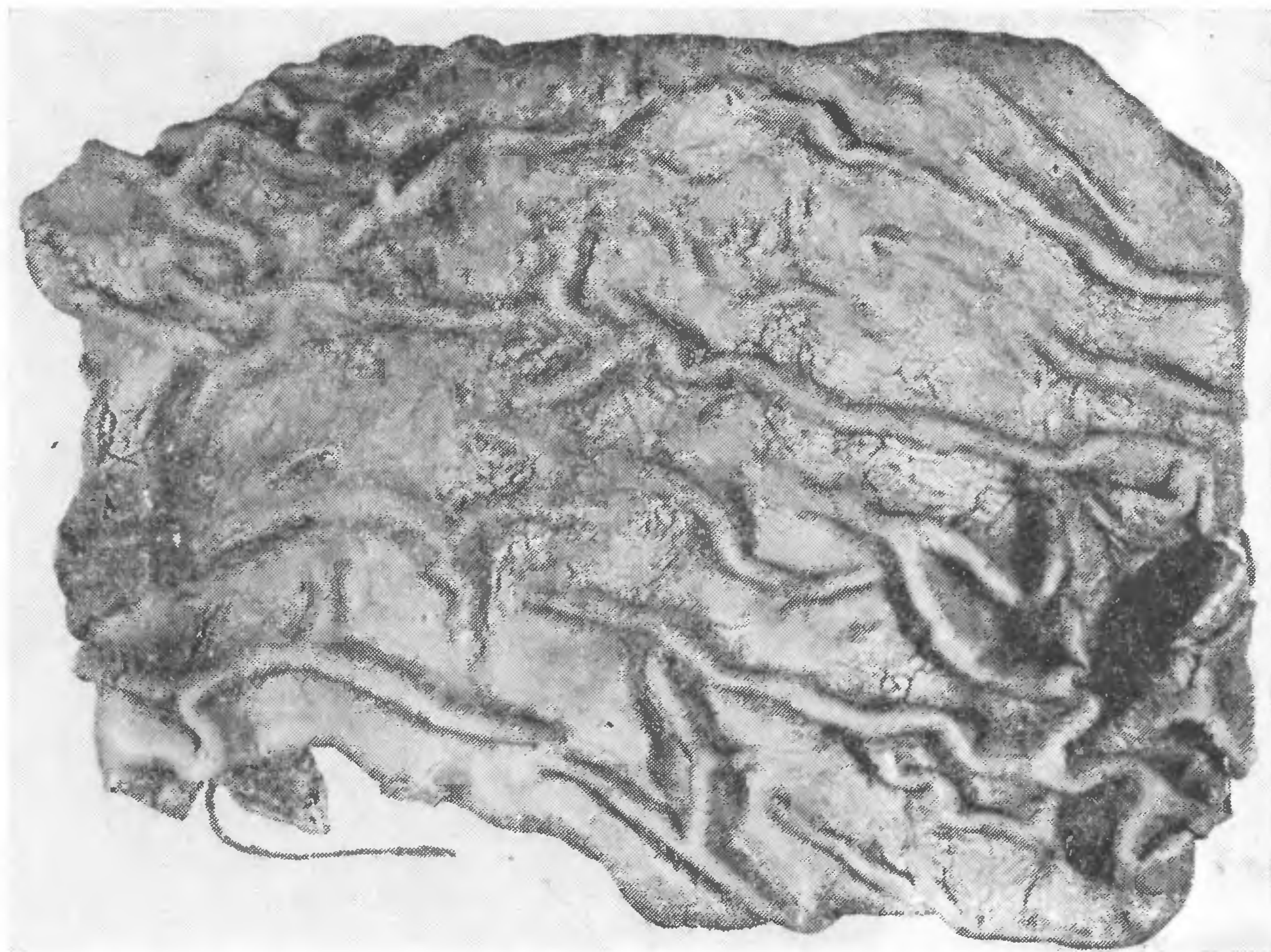


Таблица 32. Относительная длина кишечника зубров

№	Возраст, лет	Относительная длина кишечника		Относительная длина отделов кишечника		
		к общей длине	к косой длине	тонкого	толстого	слепой кишки
1	9	17,0	27,0	73,3	22,0	4,7
2	4	17,9	27,5	78,4	19,4	2,2
3	2	16,4	25,7	78,0	20,0	2,0
4	1	21,5	32,4	79,3	18,8	1,9
5	11 мес.	21,4	36,4	77,6	20,6	1,8
6	13 мес.	21,9	32,3	76,4	21,7	1,9
7	8	13,9	—	66,5	30,7	2,8
8	17	19,3	30,3	78,2	19,6	2,2
9				72,9	25,5	1,6

Г. М. Макеева [1949], а в переваривании корма зайцеобразными показала Е. И. Наумова [1972]. Аналогичные данные о переваривании грубых кормов в слепом и толстом кишечнике известны у свиней и лошадей.

По данным С. Г. Калугина [1958], зубр в день в среднем съедает на пастбище 36,2 кг травянистых кормов и 2,4—3,2 кг древесно-кустарниковых кормов. До 80% грубых кормов переваривается в рубце; продукты этого переваривания — жирные летучие кислоты — всасываются в рубце. В книжке происходит всасывание воды, и корм поступает в сычуг в тонко измельченном, полупереваренном состоянии; на его дальнейшую обработку используется большое количество сока. Среднесуточное выделение сычужного сока у коров равно 40—80 л [Хайрутдинов, 1965]. В сычуге происходит начальная стадия переваривания бактериального белка и также расщепленного белка растительных кормов. Таким образом, в сычуге происходит не только выделение сычужного сока, но и всасывание ряда продуктов переваривания корма. В просвет сычуга активно выделяется азот крови. Сок сычуга выделяется непрерывно, но интенсивность его выделения меняется по сезонам года, причем известно, что максимум у крупного рогатого скота наблюдается в осенне-зимний период.

В сычуге также происходит всасывание летучих жирных кислот, причем у коров такое всасывание достигает 83% от поступившего в сычуг количества этих кислот. Имеются указания на всасывание в сычуге также некоторых минеральных веществ (калия, магния, кальция и фосфора).

Дальнейшее превращение питательных веществ происходит в кишечнике (табл. 32) и связано с полостным и пристеночным гидролизом, ферментами поджелудочного и кишечного соков, выделением в просвет эндогенного азота, участием азота в переваривании и всасывании белков корма и, наконец, переходом продуктов гидролиза из просвета кишечника в кровь.

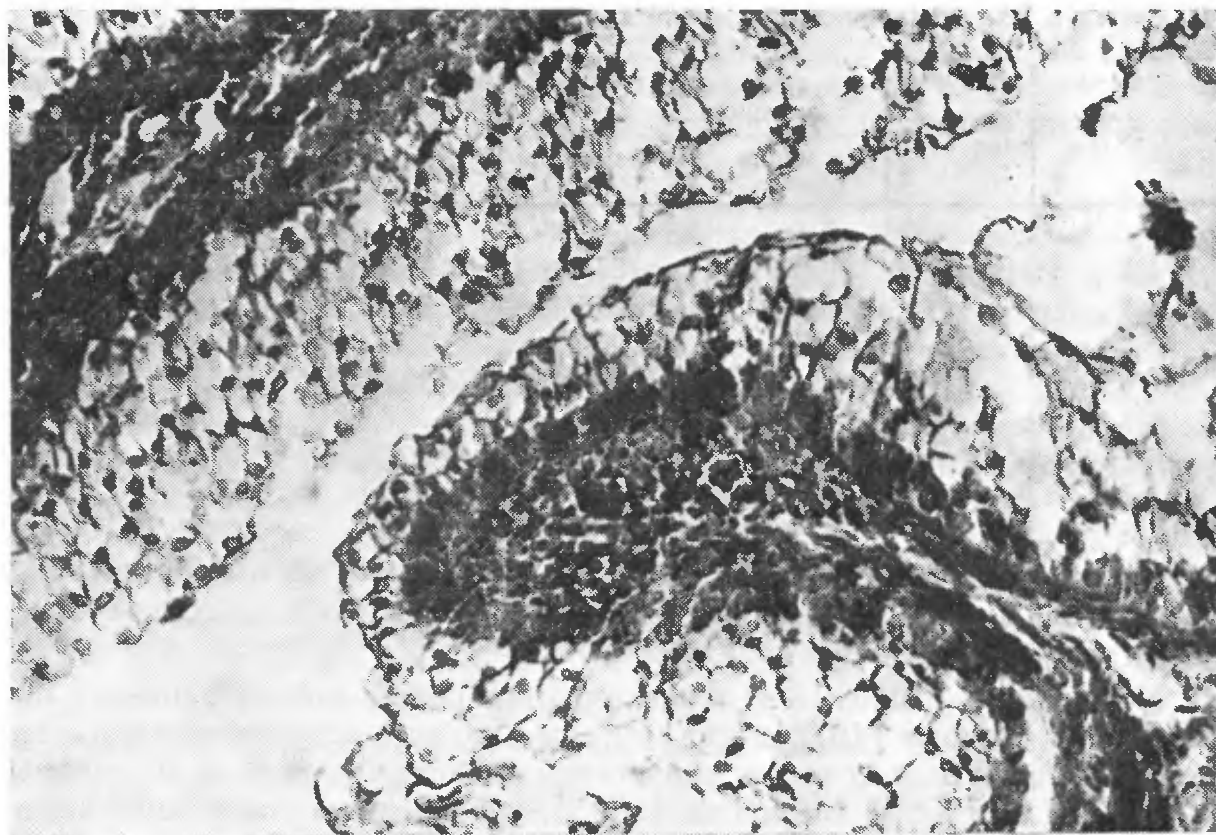


Рис. 190. Крипты в толстом кишечнике

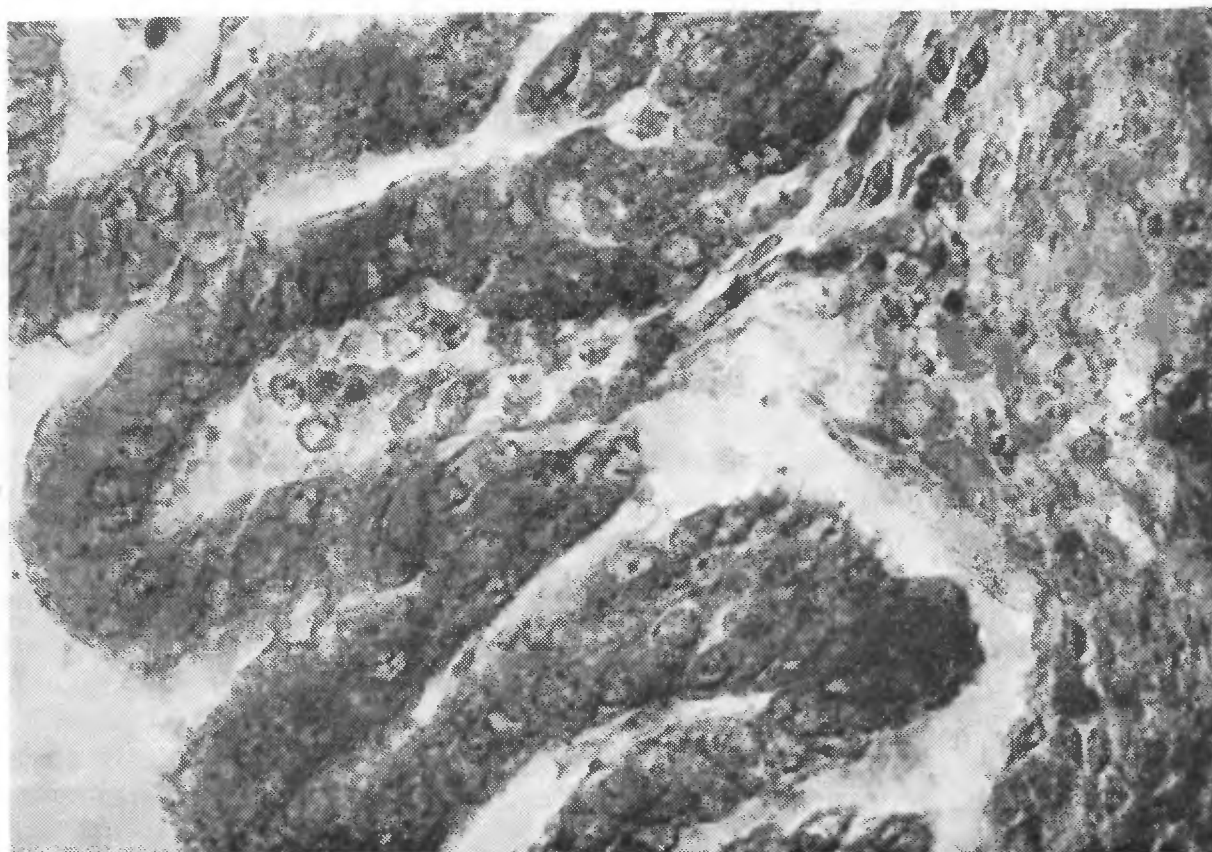


Рис. 189. Ворсинки в тонком кишечнике

В первый отдел кишечника — 12-перстную кишку — у быков впадает проток поджелудочной железы, по которому сок поджелудочной железы попадает в 12-перстную кишку. Также в 12-перстную кишку впадает желчный проток, но несколько дальше и отдельно от протока поджелудочной железы. Помимо этого в 12-перстной кишке происходит выделение кишечного сока, продуцируемого либеркуновыми железами; pH кишечного сока в 12-перстной кишке равен 6,5 и по мере его продвижения в нижележащие участки кишечника увеличивается. Для увеличения всасывающей поверхности слизистая тонкого кишечника имеет ворсинки (рис. 189). Ворсинка представляет собой вырост всех элементов слизистой оболочки. Ее основу составляет ретикулярная ткань, в которой имеется слепой лимфатический мешок, сплетение капилляров и мышечные клетки; последние дают ворсинке подвижность. Ворсинка снаружи покрыта однослойным кутикулярным эпителием, в котором располагается большое количество бокаловидных клеток. Между ворсинками имеются впячивания кишечного эпителия в подлежащую соединительную ткань — крипты (рис. 190). На дне крипт видны активно секретирующие клетки, секрет которых является составной частью кишечного сока. Только в подслизистом слое 12-перстной кишки располагаются бруннеровы железы, выделяющие в основном слизистый секрет. По данным З. П. Скородинского [1966] в 12-перстной кишке выделяется энтерокиназа, которая представляет собой одно из действующих начал кишечного сока. Основное всасывание продуктов переваривания белков, углеводов и жиров происходит в тощей и подвздошной кишках. У зубра в среднем на 1 см^2 помещается до 2500 ворсинок. Это количество увеличивает всасывающую поверхность в 21—23 раза.

Большое значение в переваривании корма у зубров имеет слепая кишка. В ней происходит переваривание химуса, поступившего из подвздошной кишки. Относительная длина слепой кишки не превышает 3% общей длины кишечника. Ее диаметр достигает 12—15 см, и она образует одну петлю.

Литература

Александров В. И., Голгофская К. Ю. Кормовые угодья зубров Кавказского заповедника.— Тр. Кавказ. зап., 1965, вып. 9.

Величко М. В. О некоторых особенностях строения пищевода и желудка диких грызунов.— Арх. анат., гистол. и эмбриол., 1939, 20, вып. 2.

Величко М. В., Макеева Г. М. О некоторых характерных особенностях строения и функции кишечника грызунов.— Тр. ВИЗР, 1949, вып. 2.

Врублевский К. И. Теоретическая дифференцировка некоторых жвачных на древесноядных и травоядных и ее практическое значение.— Арх. вет. наук, 1912, кн. 8.

Заблоцкий М. А. Необходимость изучения особенностей зубра и его восстановление в СССР.— Науч.-метод. зап., 1949, вып. 13.

Заблоцкая Л. В. Питание и естественные корма зубров.— Тр. Приокско-Террасного зап., 1957, вып. 1.

Калугин С. Г. Зубры в естественных условиях Кавказского заповедника.— Тр. Кавказ. зап., 1958, вып. 4.

Корочкина Л. Н. К вопросу о значении древесной растительности в питании зубров Беловежской пущи.— Весци Акадэмии навук БССР, 1966, № 1.

Корочкина Л. Н. Древесная растительность в питании зубров Беловежской пущи.— В кн.: Беловежская пуща: Исследования. Минск: Урожай, 1966, вып. 3.

Корочкина Л. Н. Влияние зубров на подрост древесной растительности Беловежской пущи.— Там же, 1971а, вып. 4.

Корочкина Л. Н. Кормовая база и некоторые итоги реакклиматизации зубров в Беловежской пуще.— Там же, 1971б, вып. 5.

Корочкина Л. Н. Травянистая растительность в питании зубров Беловежской пущи.— Там же, 1972, вып. 6.

Корочкина Л. Н. Вопросы реакклиматизации зубров и емкость кормовых угодий Беловежской пущи.— Там же, 1974, вып. 8.

Наумова Е. И. Эколого-морфологическая характеристика пищеварительного тракта тонкопалого суслика.— Вестн. МГУ. Сер. VI. Биология, почвоведение, 1965, № 3.

Наумова Е. И. Приспособительные особенности строения пищеварительного тракта трех видов полевок, обитающих в высокогорье.— Материалы к III Всесоюз. совещ. по экол., физиол., биохим. и морфол. Новосибирск, 1966.

Наумова Е. И. Адаптивные особенности строения пищеварительного тракта песчанок.— Тр. Молодежной конф. ИЭМЭЖ АН СССР. М., 1968.

Наумова Е. И. Сравнительная морфология тракта большой и полуденной песчанок в связи с особенностями их питания.— Зоол. журн. 1969, 17, вып. 6.

Наумова Е. И. Эколого-морфологические особенности строения пищеварительного тракта некоторых представителей грызунов и зайцеобразных: Канд. дис. М., 1972.

Саблина Т. Б. Влияние некоторых экологических факторов на динамику и физиологию копытных.— Совещ. по эколог. физиол. Л., 1959а, вып. 2.

Саблина Т. Б. Адаптивные особенности питания некоторых видов копытных и воздействие этих видов на смену растительности.— Сообщ. Ин-та леса АН СССР, 1959б, вып. 13.

Саблина Т. Б. Питание и эколого-морфологическая характеристика пищеварительной системы северного оленя Карелии.— Тр. ИМЖ АН СССР, 1960, вып. 32.

Саблина Т. Б. К эколого-морфологической характеристике пищеварительного тракта северного оленя и лося.— ДАН СССР, 1961, 141, №1.

Саблина Т. Б. Методика изучения питания и пищеварительного тракта некоторых видов оленевых.— В кн.: Тр. Международного симпозиума по методикам изучения млекопитающих. Брно, 1962а.

Саблина Т. Б. Приспособительные особенности пищеварительного тракта некоторых видов копытных и их значение.— Всесоюз. совещ. по млекопитающим: Тез. докл. М., 1962б.

Саблина Т. Б. Адаптивные особенности пищеварительного тракта северных лесных оленей.— Всес. совещ. по индивидуальному развитию сельскохоз. животных: Тез. докл. М.: Изд-во АН СССР, 1962в.

Саблина Т. Б. Приспособительные особенности пищеварительного тракта семейства оленей.— В кн.: Тез. докл. 8-го Междунар. конгр. анатомов, гистологов и эмбриологов. Висбаден, 1965. На нем. яз.

Саблина Т. Б. Адаптивные особенности питания и размножения оленей в умеренной и тропической зонах.— Третье всес. совещ. по экол. физиол., биохим. и морфол.: Реф. докл. Новосибирск, 1967.

Саблина Т. Б. Эволюция пищеварительной системы оленей. М.: Наука, 1970.

Синельникова Е. И., Семенюк Л. А., Работнова М. К. Процессы брожения в слепой кишке жвачных и травоядных животных.— Тр. Одес. ун-та. Сер. биол., 1955, 145, вып. 7.

Файтельберг Р. О. Всасывание в пищеварительном аппарате. М.: Медгиз, 1969.

Хайругдинов. Цит. по: Файтельберг, 1969.

Глава десятая

Морфология и гистология половой системы зубра

Для подробного анатомического и гистологического исследования половой системы современного зубра (Bison bonasus Linnaeus) нами были изучены препараты 3 самцов и 4 самок этого животного в возрасте от 1,5 до 14 лет. Кроме того, были исследованы также фрагменты женской половой системы ископаемого бизона (Bison priscus occidentalis Lucas), найденного в бассейне р. Индигирки и имеющего абсолютный возраст 29 000±±1000 лет по C_{14}. Несмотря на относительно небольшое количество использованного материала, он оказался вполне достаточным и пригодным для описания мужской и женской половых систем зубра и установления отличий их строения от половой системы прочих полорогих (Bovidae), а также от одомашненных животных подсемейства быков (Bovinae).

Мужская половая система зубра

(рис. 191—195)

Семенник. Семенник — биполярное образование. Если покрывающий семенник висцеральный листок брюшины у зубра выражен относительно плохо, то в отличие от других представителей подсемейства быков внутренняя (белочная) оболочка семенника очень мощная и особенно хорошо развита в районе хвостового отдела семенника — гайморова тела, или средостения. Белочная оболочка образует здесь мощные соединительнотканные отростки — перегородки, которые веерообразно расходятся к оболочке противоположной стороны семенника и делят паренхиму органа на конусообразные дольки. Линейные размеры и вес семенников зубра сильно варьируют в зависимости от возраста животного, однако они несколько меньше, чем у домашних представителей крупного рогатого скота. Особенно наглядно эта разница выражена у молодых животных. Так, у молодого самца зубра вес правого семенника — 90 г, вес левого — 95 г; а длина и ширина соответственно правого — 7,0 и 3,6 см, а левого — 7,5 и 4,0 см. У молодого представителя крупного рогатого скота вес правого семенника — 120 г, вес левого — 135 г, размер правого — 8,2 и 4,3 см, а левого — 8,7 и 4,6 см. У взрослых животных эта разница сглаживается. Взрослый самец зубра имеет правый семенник весом — 300 г, а левый — 325 г, размеры правого — 10,0 и 6,0 см, а левого — 11,0 и 6,5 см, в то время как у взрослого домашнего быка правый семенник весит 320 г, а левый — 350 г. Размеры правого семенника — 10,7 на 6,2 см, а левого — 12,1 на 7,4 см.

Паренхима семенника зубра, как и других млекопитающих, состоит из канальцев со спермиогенным эпителием и межуточной соединительной ткани с большим количеством кровеносных сосудов. Однако характерной

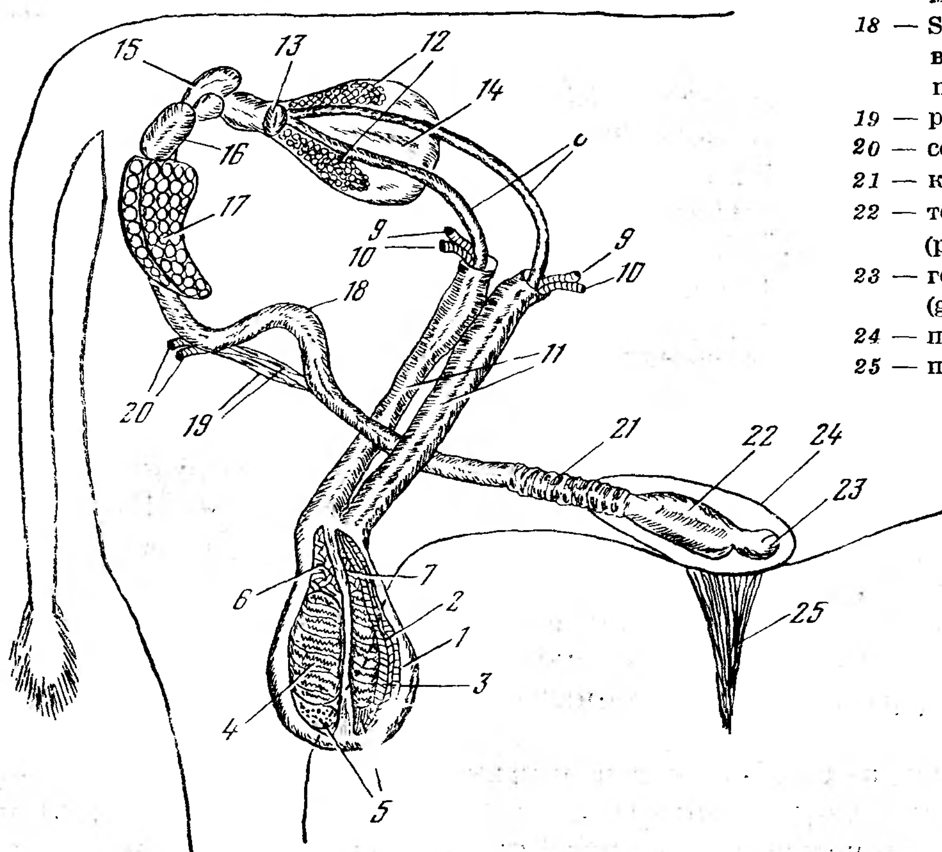
особенностью зубра является небольшое содержание в межуточной ткани интерстициальных клеток. Малое количество интерстициальных клеток — характерная черта и других полорогих, однако у них интерстициальные клетки могут встречаться и в белочной оболочке семенника.

Собственная стенка семенных канальцев зубра в отличие от других представителей подсемейства и прочих млекопитающих состоит из довольно толстой соединительнотканной оболочки с большим содержанием эластических волокон (рис. 194), причем с возрастом животного толщина оболочки увеличивается.

Внутреннее содержимое канальцев семенника зубра, как и у других млекопитающих, состоит из половых и соматических клеток — спермиогенного эпителия и клеток Сертоли. Однако клетки Сертоли семенника

Рис. 191. Строение мужской половой системы зубра. (Bison banasus Linnaeus) в возрасте 2,5 лет.

1—3 — мошонка (scrotum);
4 — семенник (testis);
5 — хвост придатка эпидидимиса;
6 — семенной канатик (funiculus spermaticus);
7 — придаток семенника (epididymis);
8 — семяпровод (ductus deferens);
9 — артерия;
10 — вена;
11 — мышечная оболочка семенного канатика;
12 — пузырьковидные железы (glandula vesiculesa);
13 — головка предстательной железы;
14 — мочевой пузырь (vesica urinaria);
15 — тело предстательной железы (glandula prostata);
16 — луковичные железы (glandula bulbourethralis);
17 — седалищно-кавернозный мускул;
18 — S-образный изгиб полового члена (flexura sigmoidea penis);
19 — ретрактор полового члена;
20 — сосуды;
21 — корень полового члена;
22 — тело полового члена (penis);
23 — головка полового члена (glans penis);
24 — препуций (praeputium);
25 — пучок волос



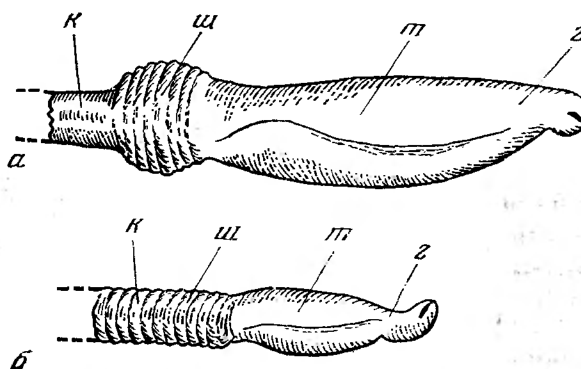


Рис. 192. Половой член молодого одомашненного представителя семейства полорогих подсемейства быков (Bovinae) (а) и молодого самца зубра в возрасте 2,5 года (б)

г — головка полового члена;
т — тело;
ш — шейка;
к — корень

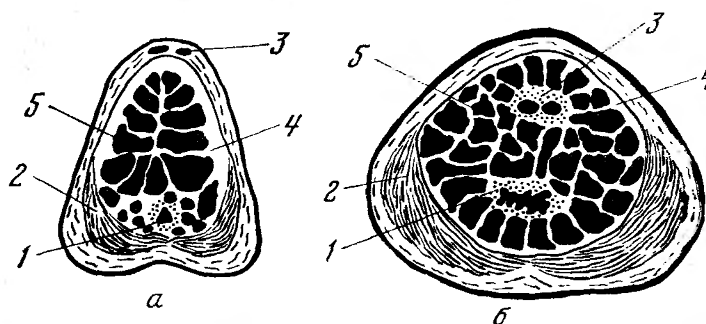


Рис. 193. Разрез тела полового члена молодого самца зубра (а) и молодого домашнего быка (б)

1 — мочеполовой канал;
2 — мышечная оболочка;
3 — сосуды;
4 — белочная оболочка;
5 — пещеристые тела

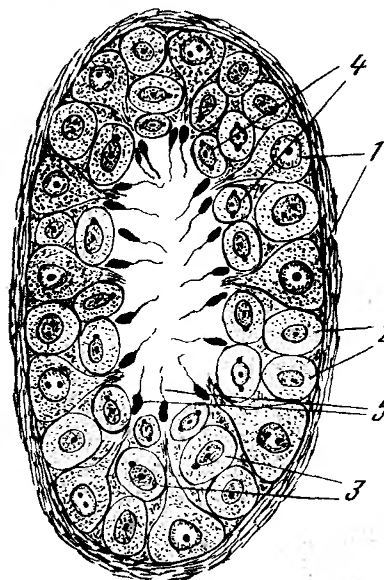
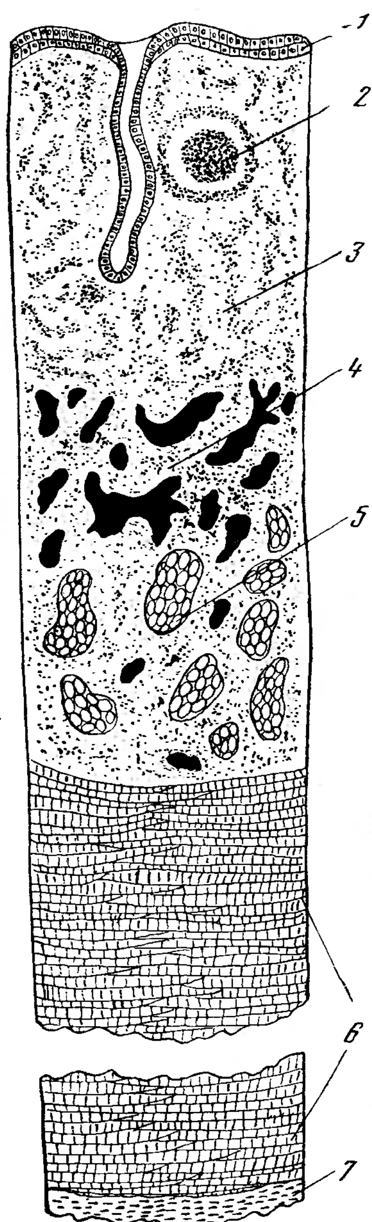


Рис. 194. Строение канальца семенника половозрелого зубра

1 — клетки Сертоли конусовидной формы;
2 — сперматогонии;
3 — сперматоциты;
4 — сперматиды;
5 — сперматозоиды

Рис. 195. Строение стенки мочеиспускательного канала зубра (самца) в области таза

1 — эпителий;
2 — лимфатический узелок;
3 — собственный слой (соединительная ткань);
4 — сосудистый слой;
5 — железистый слой;
6 — мышечный слой;
7 — адвентиция



зубра имеют большой размер и конусовидную форму, их расширенное основание находится на базальной мембране, а вершина иногда простирается до просвета семенного канальца. Выступ протоплазмы в сторону просвета канальца служит для питания подрастающих сперматозоидов. Сходное строение клеток Сертоли наблюдается и у других представителей подсемейства быков. Подобное строение клеток Сертоли было впервые описано у зубра Н. М. Кулагиным [1928], а у домашнего крупного рогатого скота — Г. Г. Тиняковым [1967].

Спермиогенез в канальцах зубра протекает по общепринятой схеме. Однако характерной особенностью этого животного является малое количество зрелых сперматозоидов в канальцах, особенно в период межсезонья. Описанные выше отличия, по-видимому, объясняются особенностями экологии зубров, о чем будет сказано ниже.

Семенниковый мешок, или мошонка, зубра располагается между бедрами и имеет типичное строение. У других представителей подсемейства и прочих млекопитающих мошонка может располагаться и на уровне лобковых костей таза. Характерной особенностью зубра является мощное развитие внутреннего мышечно-эластического слоя, состоящего из гладкой мускулатуры, эластических и соединительнотканных волокон.

Придаток семенника — *эпидидимис* (epididymis) — также имеет типичное строение. Характерным отличием является выстилка выносящих канальцев головки придатка, которые у зубра выстланы призматическим эпителием с ресничками и кубическим эпителием без ресничек. У домашних представителей подсемейства выносящие канальцы придатка выстланы призматическим эпителием с ресничками и без них.

Перепончато-мышечная трубка — *семявыносящий проток*, или *семяпровод*, зубра имеет типичное строение и состоит из трех оболочек: волокнистой, мышечной и многоскладчатой слизистой. Характерным отличием зубра является значительное утолщение всех этих оболочек

(особенно мышечной), прежде всего у животных, достигших половой зрелости. У домашних представителей подсемейства эти оболочки значительно тоньше. Дистальная часть семявыносящего протока — ампула, представляющая собой добавочную железу полового аппарата, у зубра характеризуется глубокими овальными выпячиваниями, в которых часто можно встретить амилоидные (белковые) тела. Подобные выпячивания ампулы, правда, менее глубокие, характерны и для домашних быков и других полорогих животных в отличие, например, от непаронокопытных [Иванов, Ковальский, 1969].

Пузырьковидные железы зубра имеют эллипсоидную форму, дольчаты и поверхность их бугристая. Они относятся к числу трубчато-альвеолярных желез, их слизистая оболочка способна выделять секрет и снаружи окружена плотной оболочкой из соединительной ткани с небольшим количеством гладкомышечных элементов, которая и делит железу на дольки.

Предстательная железа зубра развита сравнительно слабо в сравнении с другими млекопитающими. В основном наибольшего развития достигает средняя часть железы, которая заключена в капсулу из гладких мышечных волокон. Перегородки капсулы проникают глубоко внутрь железы и разделяют ее на дольки. Главные выводные протоки железы выстланы переходным эпителием, как и начальная часть мочеиспускательного канала. В выводных путях часто встречаются сгустки секрета. Они пропитываются минеральными солями и превращаются в простатические камни. Последнее характерно только для половозрелых и достаточно взрослых животных (возрст 5—6 лет). Все сказанное выше можно отнести и к домашним быкам.

Купферовы луковичные железы зубра развиты умеренно. Они небольшого размера, имеют один проток, отверстие которого прикрыто складкой слизистой оболочки. Внутри они имеют сложную трубчато-альвеолярную структуру, концевые отделы которой построены из призматического эпителия с большими просветами. Между концевыми отделами лежат толстые соединительнотканные прослойки. О секрете Купферовых желез нет точных данных. Считается, что он защищает спермии в мочеиспускательном канале от остатков мочи.

Мочеиспускательный канал зубра в целом имеет типичное строение. Характерной особенностью является более грубое строение собственного (соединительнотканного) слоя стенки мочеиспускательного канала. Этот слой содержит более грубые пучки соединительнотканных волокон и значительно меньше лимфатических узелков, чем у других полорогих. Венозная сеть и пещеристое тело мочеиспускательного канала развиты гораздо слабее, чем у домашних быков. Однако значительно сильнее, чем у других млекопитающих, развита мышечная оболочка мочеиспускательного канала (см. рис. 195).

Половой член зубра овальной формы, длинный и сравнительно тонкий (см. рис. 192), в то время как у домашних быков он в общем цилиндрической формы и несколько длиннее и толще (см. рис. 192). Характерной особенностью полового члена зубра является плохо выраженная шей-

ка, в особенности у молодых животных (см. рис. 192). У молодых самцов зубра длина полового члена около 62 см при толщине по вертикали 3,1 и по горизонтали 2,0 см. У взрослого старого самца зубра длина полового члена 85 см при толщине по вертикали 4,2 и по горизонтали 2,5 см. У взрослого домашнего быка соответственно длина члена 100 см при толщине по вертикали 4,5 см, а по горизонтали 3,0 см. Внутри половой член имеет типичное строение и состоит из трех пещеристых тел. Однако для зубра характерно хорошее развитие только двух пещеристых тел, третье — вокруг мочеиспускательного канала — развито гораздо слабее (см. рис. 193). У зубра в отличие от домашних быков и прочих полорогих очень хорошо развиты кроющая и белочная оболочки полового члена, в то время как мышечная прослойка развита несколько хуже, чем у других млекопитающих (см. рис. 193). Основные магистральные кровеносные сосуды полового члена зубра лежат вне пещеристых тел, в то время как у домашних представителей подсемейства и прочих полорогих они находятся внутри пещеристого тела. Для полорогих, в том числе и для зубра, характерен фиброзный тип строения полового члена. Из типичной пещеристой ткани построена только проксимальная его часть, в дистальном направлении ткань полового члена переходит в фиброзно-эластическую с примесью жировых клеток, что обусловливает значительную плотность полового члена. Половой член многих полорогих животных образует позади мошонки своеобразный S-образный изгиб (flexura sigmoidea penis), распрямление которого способствует удлинению полового члена. Характерной особенностью зубра является хорошее развитие ретрактора S-образной извилины полового члена.

Крайняя плоть, или *препуций* (praeputium), зубра, покрывающий головку полового члена, имеет типичное строение. Однако препуциальные железы, выделяющие смегму — слизь и остатки распавшихся клеток, у зубра крупнее и развиты гораздо лучше, чем у домашних быков.

Женская половая система зубра

Яичники зубра имеют эллипсоидную форму, и выступают в перитонеальную полость. У зубриц и домашних коров внутренняя (белочная) оболочка яичника состоит в основном из плотной соединительной ткани в отличие от других представителей семейства. Следует отметить размерные отличия яичников зубра. Если у молодых домашних коров яичники крупнее, чем у взрослых [Климов, 1955; Акаевский, 1975], то у зубра яичники молодой самки (возраст 2—2,5 года) в 1,5—2 раза меньше по весу и по своим линейным размерам яичников взрослого животного (возраст 12—14 лет).

Для всего семейства полорогих характерно, что наиболее молодые клетки яичников представлены овоцитами 1-го порядка (а не овогониями). У новорожденных их насчитывается около 100 000, с возрастом их количество резко уменьшается и через 8 лет остается только 2500; одно-

временно в яичнике созревает не более 1—2 яйцеклеток [Иванов, Ковальский, 1969]. Следует отметить, что количество овоцитов в яичнике зубра несколько меньше, а размер фолликулов несколько больше, чем у домашних коров [Техвер, 1946].

Все изложенное выше можно, по-видимому, объяснить сезонностью размножения зубра, в то время как у домашних представителей подсемейства сезонность размножения нарушена и половой цикл повторяется несколько раз в течение года.

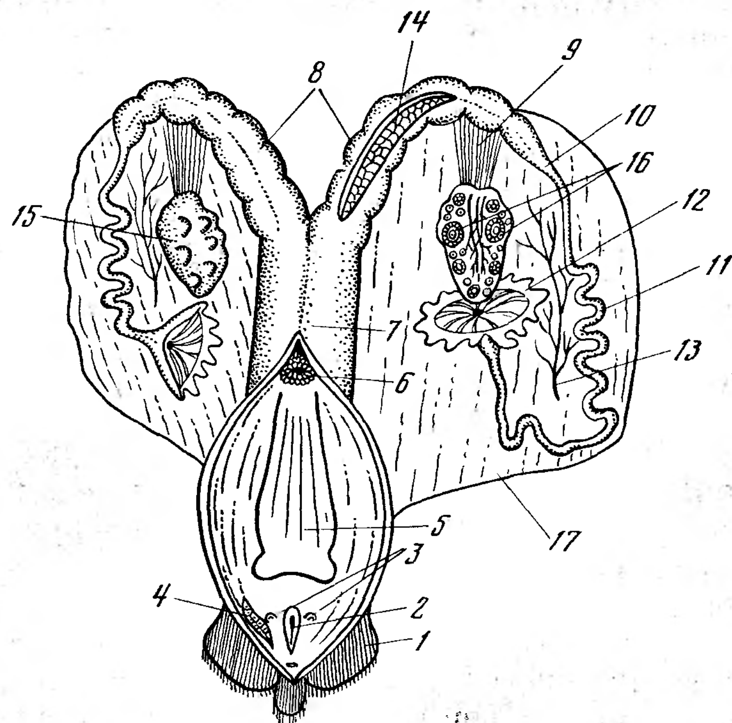


Рис. 196. Строение женской половой системы молодой одомашненной самки подсемейства быков

Обозначения см. к рис. 197

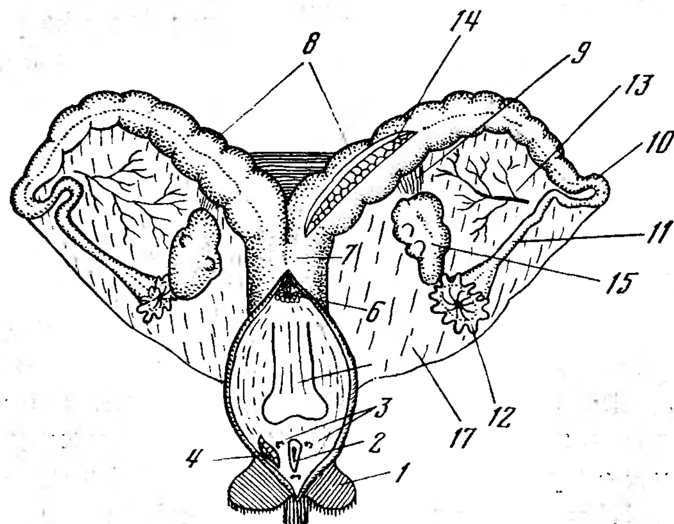


Рис. 197. Строение женской половой системы молодой самки зубра в возрасте 2,5 года

1 — сжиматель половой щели и наружная половая (срамная) губа (labium pudendi);
2 — отверстие мочеиспускательного канала;
3 — выходы больших преддверных желез (glandula vestibulares maiores);
4 — вскрытая большая преддверная железа;
5 — влагалище (vagina);
6 — влагалищная часть шейки матки с наружным маточным отверстием;
7 — тело матки (corpus uteri);
8 — рога матки;
9 — связка яичника;
10 — конец рога матки;
11 — яйцевод (tuba uterina);
12 — брюшное отверстие и воронка яйцевода;
13 — кровеносный сосуд;
14 — складчатая поверхность рога матки;
15 — яичник (ovarium);
16 — фолликулы яичника;
17 — широкая маточная связка (ligamentum latum uteri)

Мозговое вещество яичника состоит из рыхлой соединительной ткани, отчасти ретикулярной и содержит почти все крупные кровеносные сосуды (рис. 199). С возрастом (старше 15 лет) у зубриц наблюдается уплотнение стромы яичника и частичная геалинизация стенок крупных сосудов. В мозговом и корковом веществе яичника зубра почти не встречается типичных интерстициальных клеток, которые в больших количествах встречаются у домашних коров.

В процессе подготовки к размножению небольшое количество первичных фолликулов зубра (1—2) начинает расти. Однако в половозрелом состоянии они растут только под влиянием фолликулостимулирующего гормона гипофиза, в особенности это касается яйцеклеток зубра. В растущем первичном фолликуле эпителий из плоского становится кубическим, а затем призматическим, и сам фолликул из коркового вещества смещается ближе к мозговому слою.

Наряду с изменениями эпителия меняется сама яйцеклетка. Когда эпителий становится многослойным, на яйцеклетке образуется блестящая оболочка, затем возникает лучистый венчик и зернистый слой. Характерной особенностью зубра является очень большой и хорошо выраженный лучистый венчик, который имеет трофическое значение, и между его клетками находятся полисахариды и гиалуроновая кислота (рис. 200). Дальнейшее развитие фолликула ведет к его увеличению и появлению между клетками полости заполненной жидкостью — пузырчатый фолликул. Такой фолликул выступает в виде бугорка над тканями яичника и носит название яйценосного бугорка (см. рис. 198). В дальнейшем стенка фолликула разрывается, и яйцеклетка, окруженная лучистым венчиком, попадает в полость тела и оттуда в воронку яйцевода. Этот процесс носит название овуляции.

После выделения фолликула на его месте в результате отложения желтого пигмента — лютеина возникает желтое тело. В период беременности самки зубра желтое тело может достигать больших размеров (примерно в 5 раз больше), причем увеличиваются не только его размеры, но и размеры его клеток. Со временем желтое тело начинает регрессировать и в части его клеток идет накопление липидов. У старых самок зубра, кроме обычных желтых тел, наблюдаются серповидные образования ярко-оранжевого цвета размером 2—3 мм. Их структура имеет вид ячеек рыхлой соединительной ткани, в которых заключены шаровидные включения желто-коричневого цвета. Судя по описанию О. Э. Цаплюк [1968], сходные образования наблюдаются в яичниках сайги (Saiga tatarica L.) и являются, по мнению этого автора, остатками старых желтых тел. В яичниках старых самок зубра (15 лет и старше) наблюдается процесс атрезии около 70% филликулов, что, по-видимому, связано с недостаточной гормональной активностью животных в старости. У зубра и всех полорогих первичные фолликулы в яичнике рассеяны равномерно, у других млекопитающих они могут быть сконцентрированы в группы.

Яйцевод зубра, как и у всех млекопитающих, представляет тонкую трубку. Яйцевод лежит в брыжейке яйцевода, являющейся частью широ-

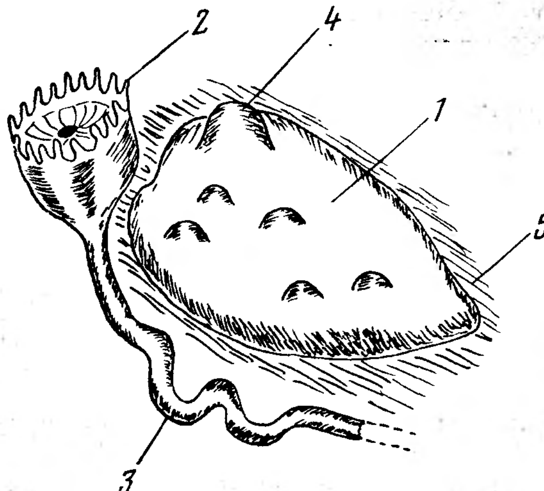


Рис. 198. Яичник с граафовым пузырьком и часть яйцевода с воронкой одомашненной самки подсемейства быков

1 — яичник;
2 — воронка яйцевода;
3 — ампулярный конец яйцевода;
4 — граафов пузырек;
5 — яйцепроводная связка (mesosalpinx)

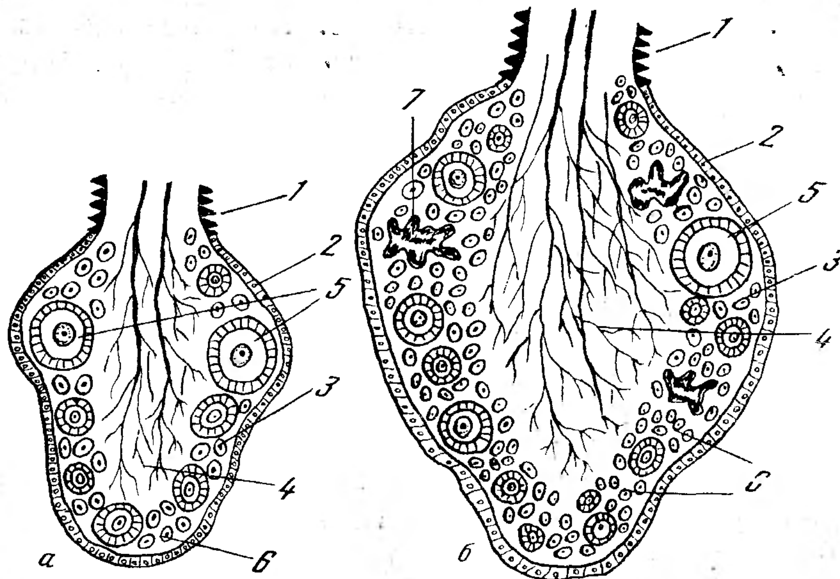


Рис. 199. Строение яичника молодой яловой (а) и взрослой (б) самки зубра

1 — брюшина;
2 — покровный эпителий;
3 — корковое вещество яичника;
4 — мозговое вещество яичника;
5 — большие фолликулы;
6 — малые фолликулы

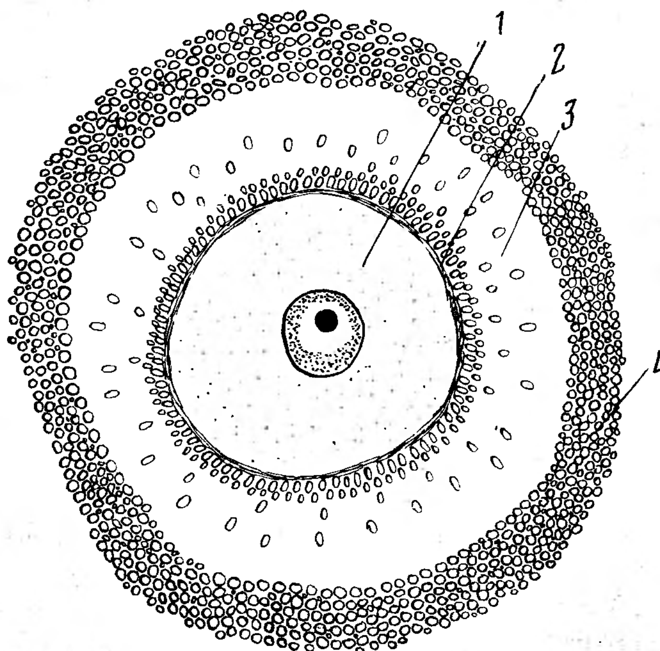


Рис. 200. Строение яйцеклетки зубра с лучистым венчиком

1 — яйцеклетка;
2 — блестящая оболочка;
4 — лучистая оболочка;
3 — зернистый слой

кой маточной складки (или связки); он подразделяется на ампулярную и истомическую части. Яйцевод домашних коров довольно тонок, имеет сильно извитое строение и длину 21—25 см. В отличие от него яйцеводы самки зубра достаточно толсты, почти прямые и имеют длину около 10—12 см (рис. 200, 201). Подобное строение яйцевода характерно и для других видов млекопитающих — лося, дельфина и обезьян. Внутренняя часть яйцевода состоит из слизистой оболочки, образующей у зубра и прочих представителей подсемейства многочисленные первичные, вторичные и третичные складки. Внутри складок проходят обильные кровеносные сосуды. Поверхность слизистой яйцевода зубра, как и у прочих полорогих, покрыта однорядным, местами многорядным, мерцательным эпителием, между клетками которого располагаются крупные клетки, выделяющие слизь. Кроме того, в эпителии может встречаться разное количество палочковидных клеток. Чем ближе к рогу матки, тем меньше становится разветвленность складок слизистой оболочки яйцевода и тем крупнее кровеносные сосуды, проходящие в них.

В период беременности самки зубра эпителий, покрывающий слизистую оболочку яйцевода, становится резко неоднородным. Если ближе к ампулярной части яйцевода наблюдается однослойный кубический эпителий, то начиная с середины и дальше к истомической части эпителий становится многорядным. К концу беременности в эпителии яйцевода зубра имеется небольшое количество палочковидных и очень большое количество секреторных клеток, секретирующих слизь. По мнению О. П. Ржевуцкой [1954], палочковидные клетки являются дегенерирующими клетками эпителия (см. рис. 196—198, 201). В отличие от самок зубра у домашних коров, по данным Ш. Е. Чхартишвили [1954], количество палочковидных клеток в эпителии больше и, кроме того, строение эпителия и его клеточный состав в процессе беременности неоднократно меняются. Этот автор связывает такое явление с изменением секреторной деятельности эпителия яйцевода.

Матка. У зубра и прочих полорогих матка двурогого типа и состоит из тела, шейки и рогов. У некоторых представителей подсемейства Bovinae матка иногда изогнута спирально, но тогда рога в своей начальной части соединяются межроговыми связками. Матка зубра по своим размерам меньше, чем у домашних коров. Если у молодых коров длина шейки матки может достигать 11 см, а тело матки еще длиннее, то у молодых самок зубриц (2—2,5 года) и тело, и шейка матки едва превышают 6 см (см. рис. 196, 197). В целом оболочки матки зубриц имеют строение, свойственное всем млекопитающим.

Слизистая оболочка матки зубра (эндометрий) покрыта призматическим эпителием, клетки которого временно, а не постоянно, являются мерцательными. Эпителий отделяется от подлежащей соединительной ткани хорошо выраженной базальной мембраной и образует многочисленные впячивания — маточные железы.

У зубриц и домашних коров эти железы бывают разветвленными трубчатыми и располагаются по всей поверхности слизистой, за исклю-

чением области впадения в яйцеводы. Железы состоят из такого же эпителия, который покрывает поверхность матки, лежат параллельными рядами под косым углом к поверхности и проникают довольно глубоко, почти до мышечной оболочки, и на своем конце истончаются и разветвляются. Основная масса маточных желез расположена в слизистой оболочке рогов матки, где они более длинные и разветвленные. Выводные протоки маточных желез, выстланные однослойным призматическим эпителием, располагаются по всей поверхности слизистой, кроме карункулов, в то время как разветвленная донная часть этих желез выстлана кубическим эпителием (рис. 202). Под эпителием лежит собственный слой — слизистая оболочка матки. Глубокая часть собственного слоя (подслизистая) содержит большое количество кровеносных сосудов. У зубра и всех полорогих собственный слой местами утолщается и в этих местах на поверхности слизистой получаются особые возвышения —

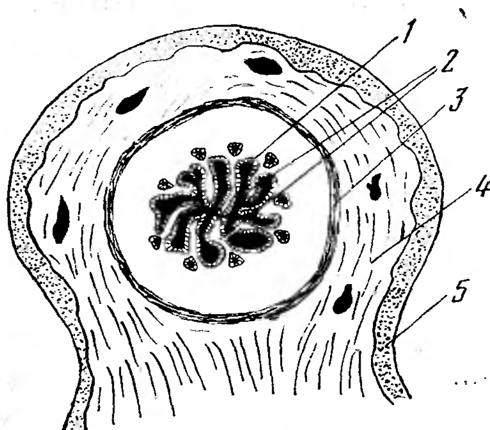


Рис. 201. Строение средней и ампулярной части яйцевода самки зубра

1 — мерцательный эпителий;
2 — складки слизистой оболочки;
3 — оболочка из гладкомышечных клеток;
4 — соединительнотканная оболочка;
5 — серозная оболочка

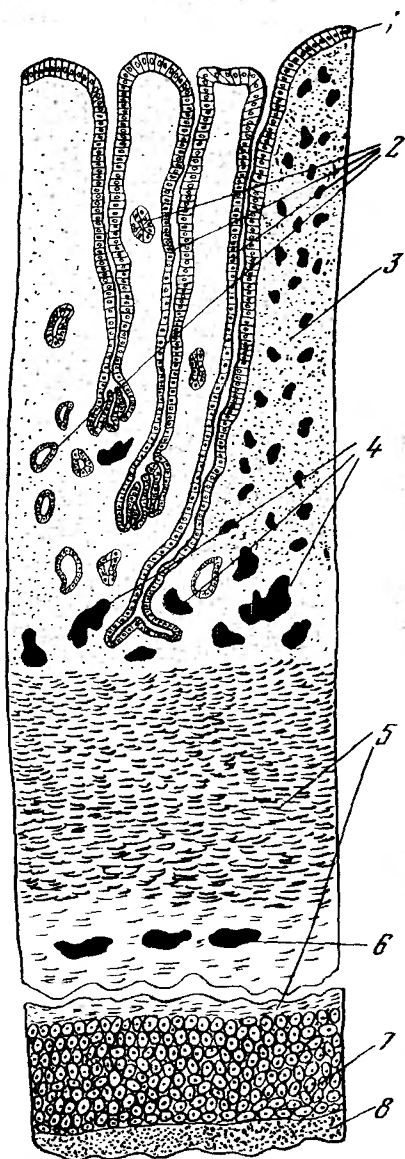


Рис. 202. Строение стенки матки небеременной самки зубра

1 — эпителий;
2 — разветвленные маточные железы;
3 — карункул;
4 — кровеносные сосуды;
5 — кольцевой слой мускулатуры;
6 — сосудистый слой;
7 — продольный слой мускулатуры;
8 — серозная оболочка — периметрий

карункулы с густой сетью мелких кровеносных сосудов и гладкими мышечными волокнами.

Подавляющее большинство карункулов располагается в рогах матки, где они образуют 4 ряда возвышений типа бородавок. У молодых небеременных зубриц карункулы мелкие и еле различимы невооруженным глазом. Наибольшего развития карункулы достигают в период беременности. У самки зубра количество карункулов меньше, чем у домашних представителей данного подсемейства. Карункулы являются характерным образованием для многих парнокопытных.

Мышечная оболочка матки млекопитающих — миометрий (которая состоит из гладких мышц) характеризуется двумя слоями мускулатуры: внутренним — кольцевым и наружным — продольным. Эти слои разделяет соединительная ткань с сосудами и нервами — сосудистый слой. У ряда полорогих животных сосудистый слой плохо выражен. Он располагается в наружной половине мышечного слоя и в нем встречаются в различном количестве гладкие мышечные волокна. У небеременной самки зубра стенка тела матки тоньше стенки рога. Характерной особенностью зубра являются очень слабые границы сосудистого слоя в стенке матки (см. рис. 202). В период беременности матка зубрицы резко увеличивается в своих размерах, в особенности за счет рога с плодом. Этот рог увеличивается в 4,5 раза по длине и в 10 раз по ширине. Стенка рога истончается, а кровообращение ее усиливается. Кроме того, наблюдается также изменения и в гистоструктуре стенки матки и рога. Слизистая оболочка матки образует небольшие складки, резко увеличиваются карункулы — в них образуются многочисленные разветвленные углубления — «крипты». Соединительнотканный (собственный) слой стенки матки и ее рога сильно гиперемирован и инфильтрирован лейкоцитами. Он содержит много щелей и лакун, заполненных плазмой и кровяными элементами. Маточные железы увеличиваются, и в них накапливается секрет — маточное молочко. Секрет маточных желез стенки матки является основным поставщиком питательных веществ для развивающегося эмбриона в течение большей части эмбриогенеза.

Влагалище. Характерной особенностью зубра по сравнению с домашними коровами является более короткое влагалище и более узкий его просвет (см. рис. 196, 197). У домашних влагалище в 2 раза длиннее преддверья, у зубрицы это отношение несколько меньше. Влагалище зубрицы, как и у прочих полорогих, выстлано многослойным плоским эпителием, под которым находится слизистая оболочка с сосудами и нервами. Мышечная оболочка типичного строения, а волокнистая покровная оболочка у зубра несколько толще, чем у домашних коров.

Мочеполовое преддверие. У домашних представителей подсемейства быков и у зубра преддверные железы небольшие, их протоки открываются впереди клитора. Внутри они имеют трубчатое или трубчато-альвеолярное строение и выделяют слизистый секрет. Мышечная оболочка преддверья более сложного и смешанного строения. Она состоит из кольцевого и продольного слоев гладких мышц, в которых проходят анато-

мически оформленные поперечнополосатые мышцы. Снаружи мышцы покрывает волокнистая оболочка обычного строения.

Наружные половые органы. Наружная поверхность кожи половых губ зубра усеяна очень нежными волосками и содержит в относительно небольшом количестве потовые и сальные железы. Кожа медиальной поверхности половых губ лишена волос и покрыта многослойным плоским эпителием. Наружные покровы половых губ домашних коров по своему строению почти не отличаются от покровов самки зубра, однако количество сальных и потовых желез в них значительно больше, чем у зубра. Клитор зубра, как и у всех млекопитающих, состоит из кавернозного (пещеристого) тела, покрытого белочной оболочкой с сосудами и нервами. Собственно кавернозной ткани у зубра и вообще у полорогих мало, что существенно отличает их от других млекопитающих; в трабекулах и кавернах пещеристого тела встречается много жировых клеток. Слизистая клитора зубра формирует *препуций* — оболочку, богатую нервными окончаниями, в первую очередь генитальными тельцами.

Женская половая система ископаемого бизона

Литературные сведения по исследованию половой системы ископаемых Bovinae, найденных в вечной мерзлоте, очень отрывисты и фрагментарны, а по изучению женской половой системы в литературе никаких сведений вообще не имеется.

Нами были исследованы два небольших фрагмента органов: один — размером 8,5×2 см, другой — 1,8×1 см. Оба фрагмента были найдены в тазовой области ископаемого бизона (Bison priscus occidentalis Lucas), на основании чего было сделано предположение, что это остатки половой системы (рис. 203—205). Исходный материал был первоначально зафиксирован 6—10%-ным кислым формалином и имел темно-серый цвет с угольным оттенком. Учитывая специфику нахождения тканей в вечной мерзлоте, их некоторую мумификацию и усыхание отдельных структур, а также определенную пропитку солями, мы разработали специальную новую методику для обработки таких тканей. Мумифицированным тканям придавалась некоторая мягкость и эластичность в результате содержания их в особых растворах и вымывания солей, пропитавших эти ткани. Обработка по нашей прописи продолжалась 75—90 дней и состояла из 3 различных растворов, сменяемых через определенное время.

Применение данной методики приводило к почти полному восстановлению естественного цвета тканей, частичному восстановлению их гистроструктуры, позволяла заливать ткани в парафин и использовать для их окраски простейшие гистологические красители (например, гематоксилин Эрлиха), что после чисто формалиновой фиксации и без специальной обработки сделать весьма затруднительно.

К недостаткам данной методики следует отнести некоторое разбухание и значительное разволокнение отдельных тканей (в особенности по

границам между ними), что представляет известные трудности при распарафинивании препаратов и их дальнейшей окраске. Фрагментарность материала и его плохая сохранность были серьезным препятствием для определения его точной принадлежности. Однако тщательное сравнение палеотканей с гистологическими и анатомическими препаратами, муляжами и атласами половой системы и других органов и тканей крупного рогатого скота и зубров, любезно предоставленных нам кафедрами анатомического факультета Московской ветеринарной академии и доктором биологических наук К. М. Курносовым, позволило нам установить принадлежность остатков к женской половой системе. Исследования, проведенные в световом и сканирующем микроскопах, позволили обнаружить ряд совпадений как во взаимном расположении слоев тканей, так и в характере строения их поверхностей и внутренних анатомических и гистологических структур на препаратах ископаемого бизона и современных животных.

Оба фрагмента имели весьма характерное строение. Более крупный представлял собой вытянутое образование, суживающееся к одному концу. С тыльной стороны в нем был виден отчетливо выраженный канал в виде борозды (рис. 203, 205). Другой, более мелкий фрагмент, имел гантелевидную форму. С тыльной стороны в нем просматривались два углубления округлой формы, расположенные симметрично, дно которых было покрыто ороговевшей массой (рис. 203, 204). Совпадение числа слоев и характера их анатомического и гистологического строения, а также нахождение вполне определенных, хотя и несколько видоизмененных структур позволило установить, что больший кусок — часть рога матки и часть яйцевода, а меньший — часть яичника.

При гистологическом исследовании тканей фрагментов обнаружено, что эпителий, некогда покрывавший слизистую оболочку рога матки и

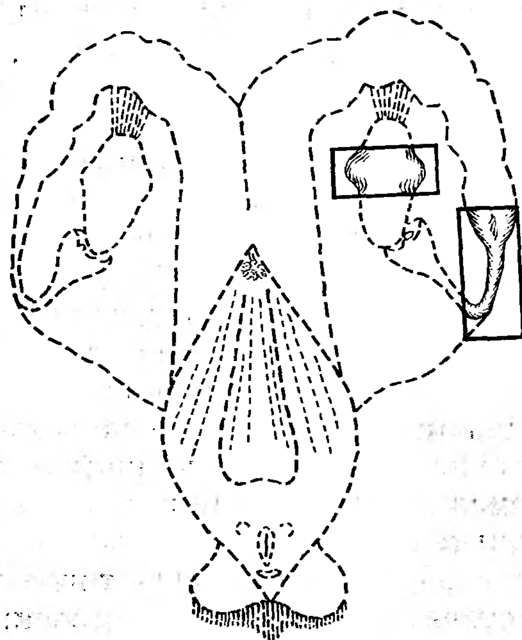


Рис. 203. Женская половая система бизона

Отмечены сплошной линией и заключены в прямоугольники сохранившиеся фрагменты

Рис. 204. Фрагмент яичника ископаемого бизона

а — вид с лицевой стороны;
б — вид с тыльной стороны

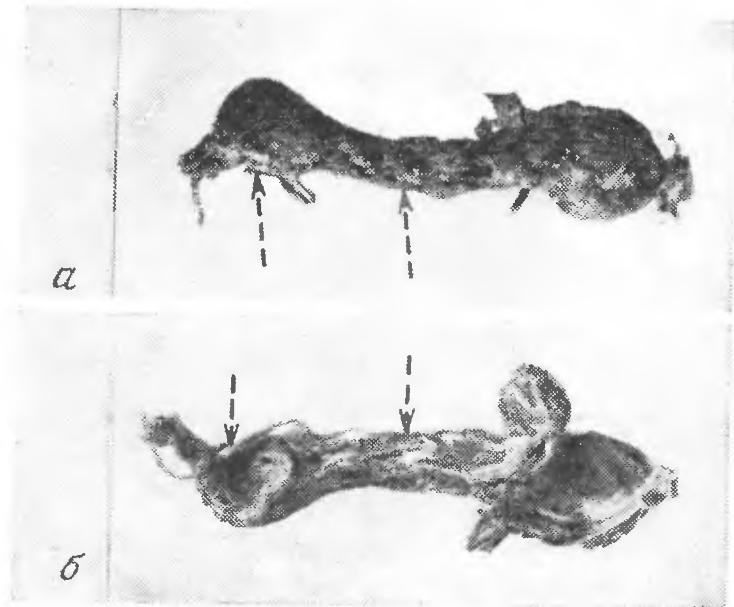


Рис. 205. Фрагмент рога матки ископаемого бизона с частью яйцевода

а — вид с лицевой стороны;
б — вид с тыльной стороны;
я — яйцевод;
рм — рог матки;
кя — канал яйцевода, стенка которого утрачена на одну третью часть

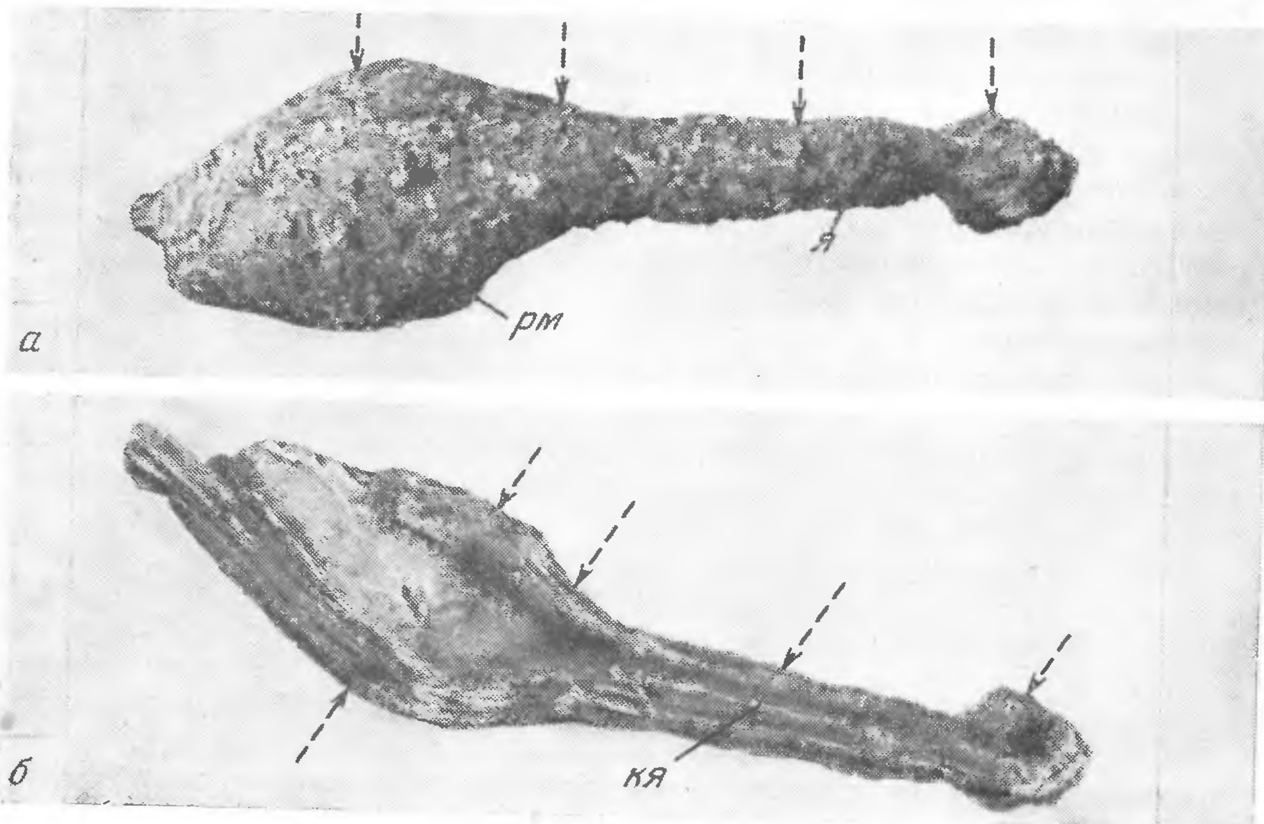


Рис. 206. Строение яйцевода ископаемого бизона в ампулярной части

Гистологический препарат *сл* — сжатая слизистая оболочка *м* — кольцевой слой гладких мышц. Серебрение по Бильшковскому-Грос-Лаврентьеву. Ув. 8 ×6

Рис. 207. Строение яйцевода ископаемого бизона в истомической части

Гистологический препарат *сл* — сжатая слизистая оболочка, складки которой редки и тонки, по отношению к ампулярной части яйцевода. Слой гладкой мускулатуры здесь очень плохо выражен (даже у современных животных) и поэтому не выявляется. Серебрение по Бильшовскому-Грос-Лаврентьеву. Ув. 8 × 6

Рис. 208. Соединительная и гладкомышечная ткани в стенке рога матки ископаемого бизона

Гистологический препарат *м* — слой гладкой мускулатуры *ст* — пучок волокон соединительной ткани. Гематоксилин Эрлиха + эозин Ув. 20 × 6

яйцевода, полностью утрачен; также почти утрачена покрывающая мышцы серозная оболочка. Однако слизистая оболочка сохранилась хорошо, правда, она очень сильно сжата. Примерно около трети всей толщи стенки яйцевода также утрачены. В ампулярной части яйцевода хорошо заметен слой гладкой мускулатуры, граничащий со слизистой оболочкой (см. рис. 206, 207). В истомической части яйцевода слой гладкой мускулатуры очень тонок и на препаратах не выявляется, зато хорошо видны типичные складки слизистой оболочки, образующие характерное отверстие и фестончатый край (рис. 207). Гистологические и цитологические структуры в стенке рога матки ископаемого бизона сохранились очень плохо. Соединительная ткань собственной оболочки рога матки потеряла свое типичное волокнистое строение, но границы между отдельными крупными пучками коллагеновых волокон сохранились (рис. 208). Крупные кровеносные сосуды в этой зоне не выявляются. Однако в результате импрегнации серебром препаратов ископаемых тканей по Бильшовскому-Гросс-Лаврентьеву могут выявляться оболочки отдельных мелких сосудов (типа капилляров), которые видны в виде контура. В сосудистой зоне рога матки ископаемого животного можно крайне редко встретить полуразрушенные фрагменты крупных сосудов, в которых частично может сохраняться оболочка и которые бывают заполнены бесструктурным содержимым.

При исследовании гладкомышечной ткани в световом микроскопе можно обнаружить, что границы отдельных гладкомышечных клеток не выявляются. Однако при детальном обследовании ткани крайне редко можно обнаружить сохранившиеся ядра. Они выявляются уже при окраске гематоксилином, однако значительно четче при импрегнации тканей серебром по стандартной методике Бильшовского-Гросс-Лаврентьева, которая до нас была использована Р. П. Женевской для исследования поперечно полосатой мускулатуры тела ископаемого бизона и шандринского мамонта. Ядерные структуры ископаемой гладкомышечной ткани довольно велики по размерам, имеют хорошо выраженную оболочку и

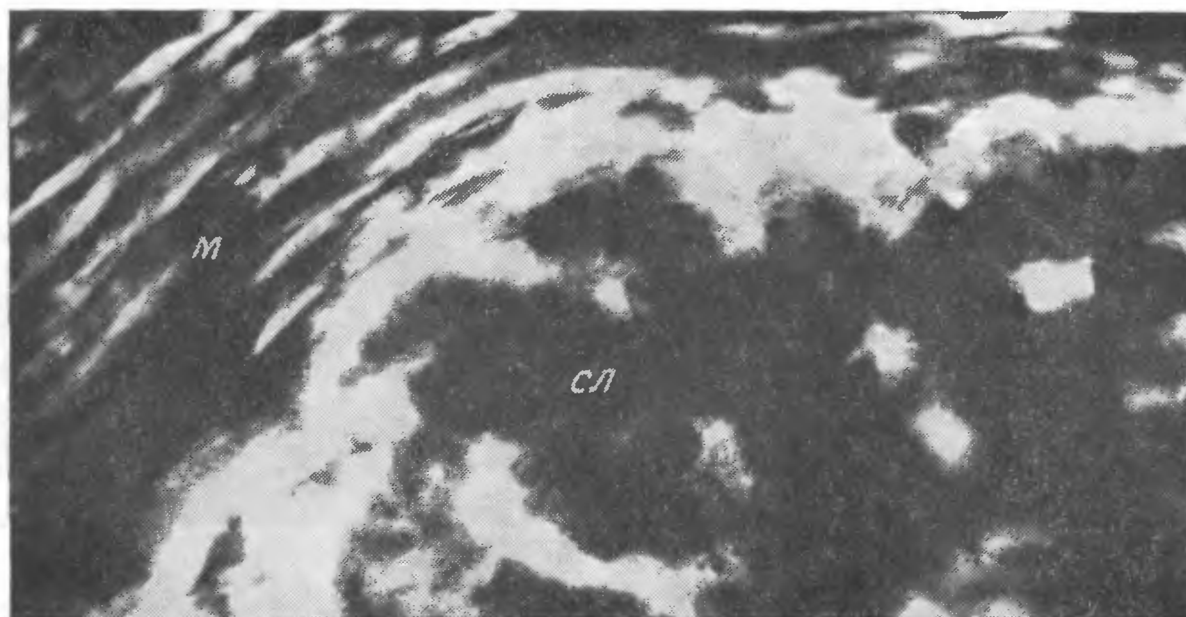


Рис. 206

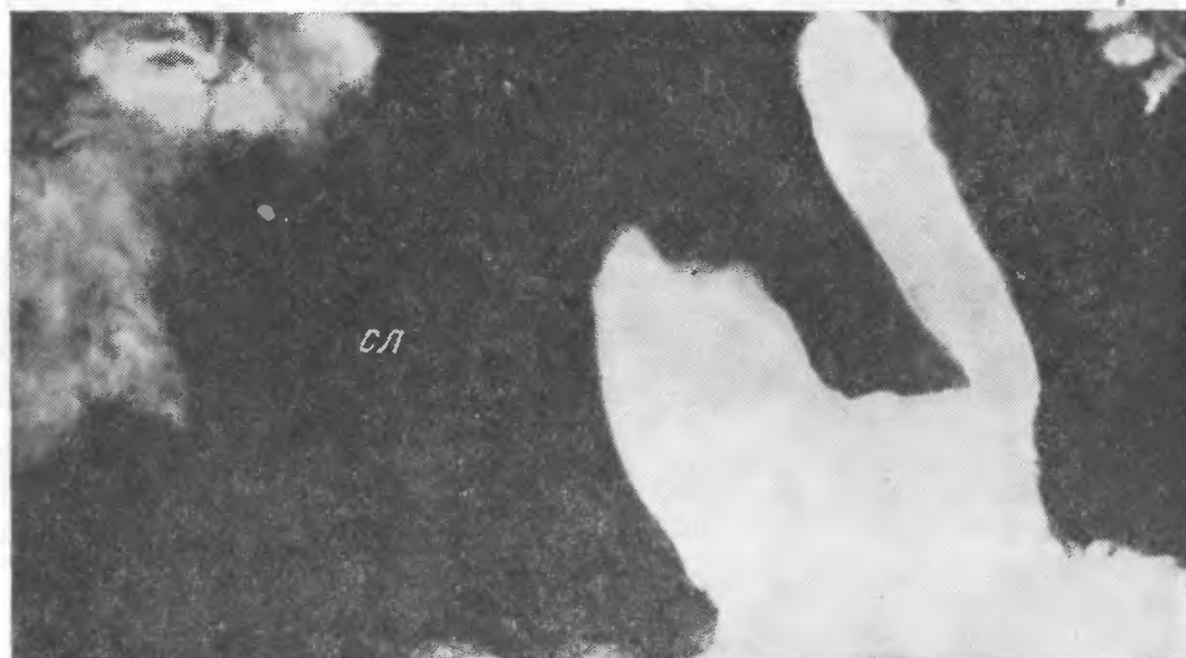


Рис. 207



Рис. 208

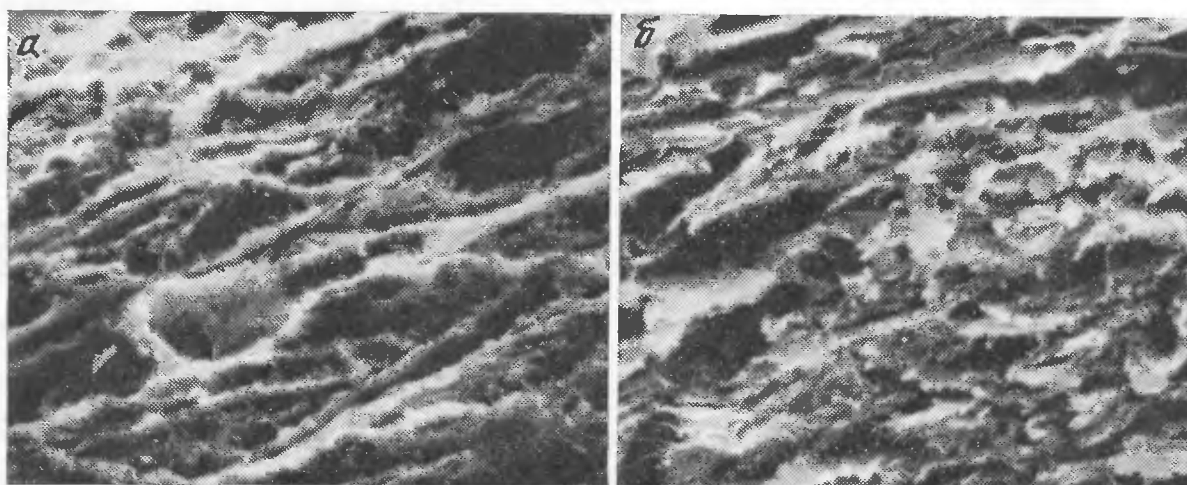


Рис. 209



Рис. 210

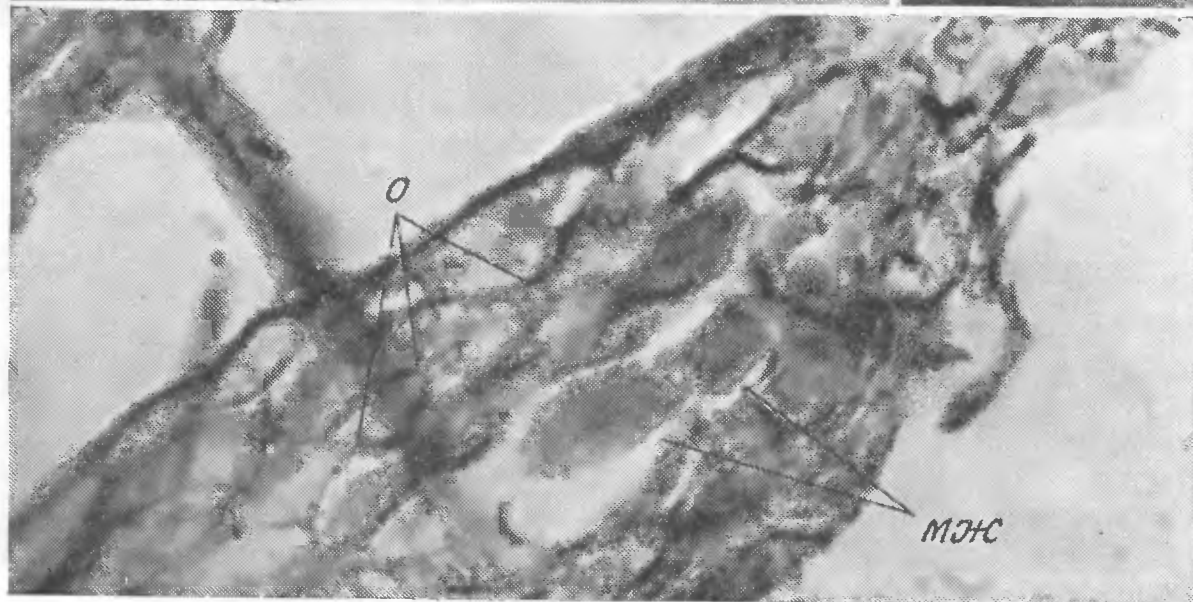


Рис. 211

Рис. 209. Гладкомышечная ткань в стенке рога матки современной яловой самки зубра (а) и самки ископаемого бизона (б)

Сканирующий микроскоп. Напыление золотом. Ув. 240 *

Рис. 210. А. Цепочка ядер гладкомышечной ткани в стенке рога матки ископаемого бизона

я — сравнительно хорошо сохранившееся ядро с двумя ядрышками. Серебрение по Бильшовскому-Грос-Лаврентьеву. Ув. 65 × 6

Б. Ядро с ядрышком в гладкомышечной ткани рога матки ископаемой самки бизона

я — ядро с ядрышком. Гематоксилин Эрлиха + эозин. Ув. 65 × 6

Рис. 211. Жировая ткань в стенке рога матки самки ископаемого бизона

о — оболочки жировых клеток; *мж* — глыбки мумифицированного ископаемого жира. Судан черный + гематоксилин Эрлиха. Ув. 20 × 6

Рис. 212. Фрагмент крупного сосуда, сохранившегося в сосудистой оболочке самки ископаемого бизона

о — остатки оболочки сосуда. Гематоксилин Эрлиха + эозин. Ув. 40 × 6

Рис. 213. Строение стенки яичника ископаемого бизона в области большого фолликула

Гистологический препарат *яс* — яйцепроводная связка; *бо* — белочная оболочка, подвергшаяся процессу «ороговения»; *кс* — корковый слой яичника; *оф* — фолликулярные оболочки, подвергшиеся процессу «ороговения». Гематоксилин Эрлиха + эозин. Ув. 8 × 6

Рис. 212

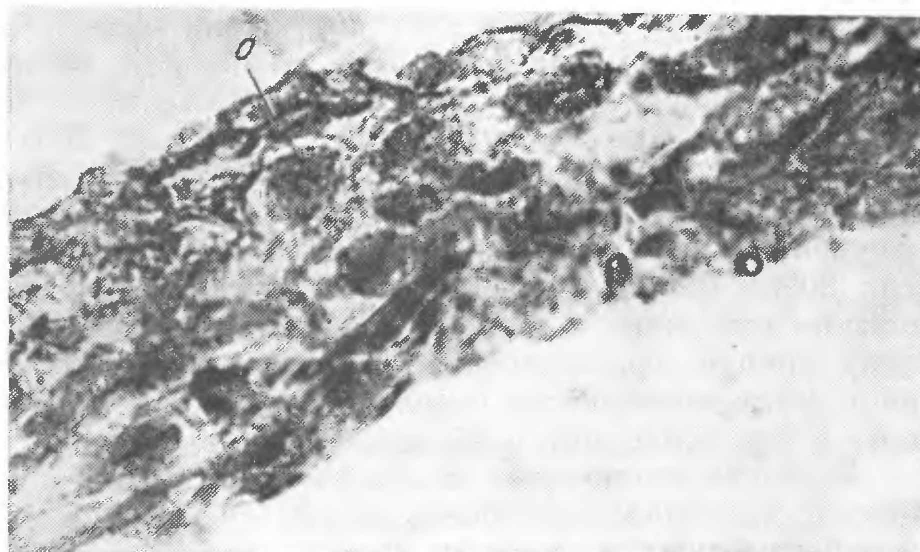
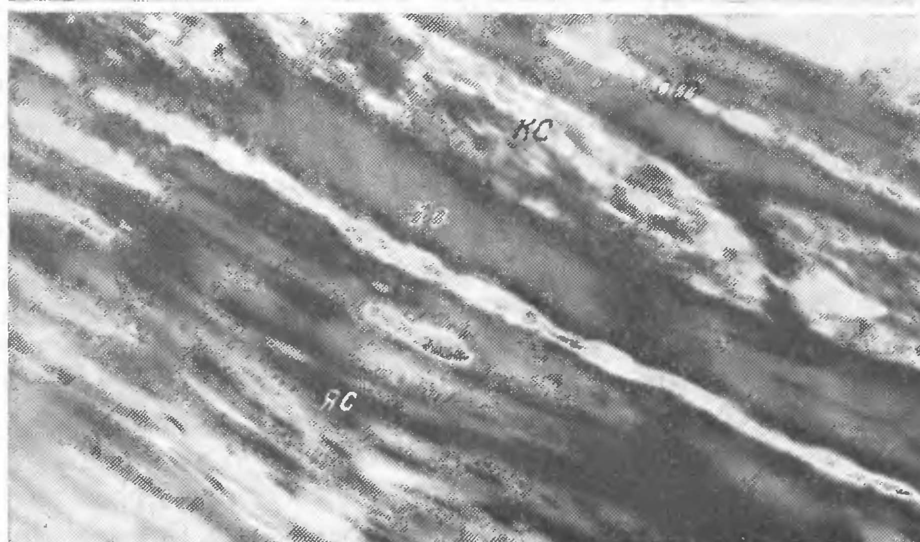


Рис. 213



два достаточно четких ядрышка. Хроматин в этих ядрах выявляется довольно плохо (рис. 210). Гораздо чаще в гладкомышечной ткани рога матки ископаемого бизона встречаются полуразрушенные ядра или их фрагменты. Вокруг таких ядер виден более светлый ободок (дворик), который, вероятно, может возникать вследствие мумификации и усыхания тканей, что ведет к сжатию ядра. Белковая оболочка ядра сохраняется, но в ней часто можно видеть следы повреждения. Внутри контура ядра часто видны слабо выраженные и эксцентрично расположенные ядрышки. Иногда наблюдаются 2—3 глыбки хроматина, мелкая зернистость — возможно, тоже хроматин. Реакция Фельгена не делалась, однако окраска ткани галлоцианином (специфическим красителем на ДНК и РНК) выявляет на месте ядра окрашенное пятно. Оболочка ядра при этом не выкрашивается, ядрышко видно в виде тени и очень редко выкрашивается 2—3 глыбки хроматина.

При сравнительном исследовании поверхностей нормальной и ископаемой гладкомышечных тканей в сканирующем микроскопе можно обнаружить сильное усыхание, мумификацию и сжатие ископаемой ткани, несмотря на использованную новую методику обработки этих тканей. Исследуя гладкомышечную ткань стенки рога матки яловой самки зубра в сканирующем микроскопе, можно обнаружить на поверхности ткани характерный ромбический рисунок (см. рис. 209*а*). Подобный рисунок поверхности наблюдается и при исследовании тканей гладких мышц у ископаемого бизона. Однако ромбический рисунок поверхности гладкомышечной ткани ископаемого бизона очень груб и сильно сдавлен (см. рис. 209а). Сходные явления наблюдаются при исследовании поверхности ископаемого жира и тканей яйцевода. Очень ярко явления мумификации иллюстрирует сравнительное измерение толщины слоя гладких мышц в роге матки ископаемого бизона и современного зубра. У зубра этот слой в 4—6 раз толще, чем у ископаемого животного.

Исследуя стенку рога матки ныне живущих животных и ископаемого бизона, мы обнаружили очень интересную закономерность. Оказалось, что у небеременных и молодых яловых животных в стенке рога под серозной оболочкой происходит накопление жира, с началом беременности этот жир исчезает. По-видимому, жир служит запасным продуктом, используемым в период беременности. У одомашненных полорогих жир начинает откладываться в возрасте 1 года 3 месяцев, а у диких животных (зубр) в возрасте 1 года 8 месяцев. Ископаемая жировая ткань образует типичную сеточку из жировых клеток, жир из которых при стандартной гистологической обработке вымывается, как это происходит в тканях ныне живущих животных. Но часть ископаемого жира подвергается сильной мумификации и сжатию и остается в виде глыбок внутри жировых клеток (рис. 211). Этот жир настолько уплотнен, что окраска суданом III дает очень слабый эффект, гораздо лучшие результаты получаются только при окраске суданом черным.

Ткани яичника ископаемого бизона сохранились гораздо хуже рога матки и яйцевода, возможно, потому, что яичник является более нежным

образованием. Сохранилась ткань яйцепроводной связки, на которой лежит яичник. Эпителиальное покрытие яичника утрачено, сохранились только волокна коркового слоя. Остальные ткани либо утрачены, либо подверглись процессу типа ороговения. От больших фолликулов сохранились лишь ямки в корковом веществе (см. рис. 213, 214).

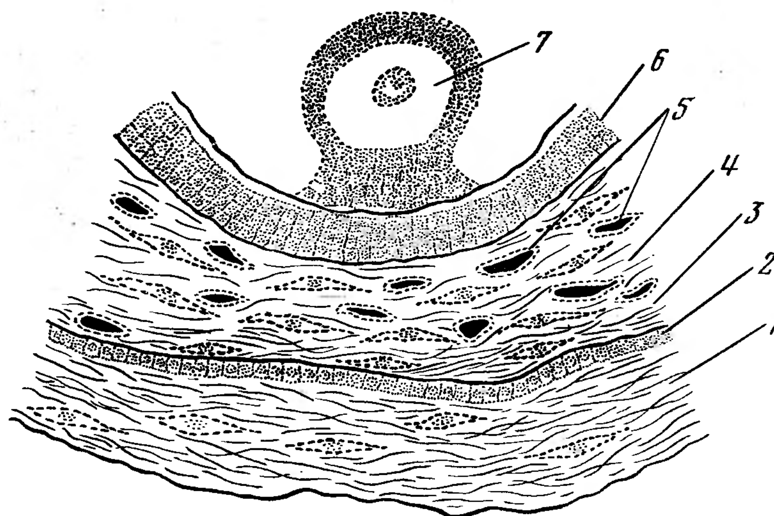
Таким образом, удалось установить, что исследовались остатки половой системы сравнительно молодой самки бизона в возрасте не моложе 1 года 8 месяцев. Верхнюю границу возраста установить не удалось ввиду плохой сохранности тканей яичника. После завершения исследований мы провели сравнение полученного нами результата с данными проф. К. К. Флерова, который исследовал костные остатки того же самого ископаемого бизона, и установили ряд совпадений, касающихся пола, возраста и яловости животного.

Итак, можно предположить, что при определенных условиях ткани, добытые из вечной мерзлоты, могут сохранять ряд специфических гистологических и цитологических структур, поэтому применение специальной фиксации и последующей специальной обработки могло бы способствовать сохраняемости структур в палеотканях, а исследование таких тканей в значительной мере обогатило бы наши представления о гистологическом и цитологическом строении тканей давно вымерших животных.

Половая система современного зубра и ископаемого бизона имеет ряд отличий от половой системы одомашненных представителей подсемейства. Это, по всей видимости, следует связать с экологией этих животных: у диких размножение приурочено к определенным срокам, связанным с определенным временем года, тогда как у домашних сезонность размножения нарушена и половой цикл повторяется несколько раз в течение года.

Рис. 214. Строение стенки яичника самки ископаемого бизона в области большого фолликула

Рисунок-реконструкция
1 — яйцепроводная связка;
2 — покровный эпителий;
3 — белочная оболочка;
4 — корковый слой яичника;
5 — сосуды;
6 — фолликулярный эпителий;
7 — яйцеклетка
Все составные элементы стенки яичника ископаемого бизона (изображенные пунктиром) утрачены. Рисунок следует рассматривать в совокупности с рис. 80



Литература

Акаевский А. И. Анатомия домашних животных. М.: Колос, 1975.

Иванов И. Ф., Ковальский П. А. Цитология, гистология, эмбриология. 2-е изд. М.: Колос, 1969.

Климов А. Ф. Анатомия домашних животных. М., 1955, т. 1.

Кулагин Н. М. Гистологическое строение яичников зубра.— Тр. Ин-та зоол., 1928, 2, вып. 5.

Кулагин Н. М. Гистологическое строение семенников зубра.— Изв. АН СССР. Отд-ние мат. и естеств. наук. Сер. VII, 1928, 1.

Ржевуцская О. П. Эмбриональное развитие и возрастные изменения матки коровы.— Тр. Ставр. с.-х. ин-та, 1954, вып. 6.

Техвер Т. Морфологические исследования об авариальных фолликулах домашних млекопитающих.— Учен. зап. Тарт. ун-та, 1946, № 3.

Тиняков Г. Г. Гистология мясопромышленных животных. М.: Пищевая промышленность, 1967.

Цаплюк О. Э. Сезонные гистоморфологические изменения яичников у сайгака.— Изв. АН КазССР. Сер. биол., 1968, № 3.

Чхартишвили Ш. Е. Закладка и дальнейшее развитие яйцевода сельскохозяйственных животных и изменение строения слизистой оболочки яйцевода во время течки и беременности: Автореф. докт. дис. Тбилиси, 1954.

Глава одиннадцатая

Хромосомный набор зубра и других быков трибы Bovinii

В настоящее время сведения о хромосомных наборах часто используются в работах по систематике, зоогеографии и эволюции млекопитающих. В 70-х годах начался новый период в цитогенетических исследованиях млекопитающих, связанный с разработкой и широким применением методов дифференциальной окраски хромосом (полосатые хромосомы). Использование этих методов существенно увеличивает возможности цитогенетики в исследовании филогенетических связей не только близких видов, но и видов разных родов. Сопоставление хромосомных наборов позволяет в ряде случаев проследить также родственные связи между одомашненными формами и их дикими родичами. Быки трибы Bovinii в кариологическом отношении изучены довольно хорошо. С большей или меньшей полнотой описаны хромосомные наборы 9 из 10 видов этой группы (нет сведений только о купрее). Однако структура хромосом, выявляемая дифференциальной окраской, описана только у крупного рогатого скота. Из-за большого диплоидного числа и относительно мелких хромосом быки оказываются трудным объектом для такого рода исследований.

Ниже описаны дифференциально окрашенные хромосомы зубра в сравнении с бизоном и крупным рогатым скотом, а также обобщены сравнительно-кариологические данные по видам трибы Bovinii.

Исследованы митотические хромосомы двух зубров (коровы) из Хоперского заповедника и одного зубра (бык) и одного бизона (бык) из Приокско-Террасного заповедника, а также быка и коровы породы Холмогорская из опытного хозяйства Сельскохозяйственной академии им. К. А. Тимирязева. Хромосомные препараты приготовлены из культуры лейкоцитов периферической крови. Кровь брали шприцем по возможности стерильно из яремной вены и переливали в стерильную пробирку с гепарином, проколов иглой резиновую пробку. После того как эритроциты оседали, плазму крови отсасывали и смешивали с питательной средой 199 (в соотношении 1 : 3), добавляли фитогемагглютинин и культивировали в термостате при 37° 72 часа. За час до окончания инкубации в культуру вводили колхицин из расчета 0,5 гаммы на 1 мл культивируемой смеси. Гипотоническую обработку проводили 0,5%-ным раствором хлористого калия, фиксацию — спирт-уксусным фиксатором (ледяная уксусная кислота и метанол в соотношении 1 : 3). Препараты готовили с выжиганием над пламенем горелки.

Препараты окрашивали азур-эозином или дифференциально по несколько видоизмененному методу М. Сибрайта [Раджабли, Крюкова, 1973]. Хромосомные препараты обрабатывали 0,25%-ным раствором трипсина в течение 3—5 мин. при температуре 34°, промывали и инкубировали в буфере 2·SSC в течение 1 часа при 62°. Затем препараты

окрашивали красителем Гимза 5—10 мин. при pH 6,8. Метафазные хромосомы, обработанные таким способом, имеют характерный полосатый рисунок из поперечных темно- и светлоокрашенных полос (G-полосы).

Кариотип зубра (рис. 215, *I*). Диплоидное число 60, X-хромосома крупная, субметацентрическая и легко идентифицируется, Y-хромосома мелкая, субметацентрическая. Все аутосомы акроцентрические, образующие по величине непрерывный ряд, число плеч хромосом — 62. Приведенное описание кариотипа зубра во всех отношениях не отличается от опубликованных ранее [Melander, 1959; Koulischer e. a, 1967; Fedyk, Sysa, 1971].

Кариотип бизона (рис. 1, *II*) отличается от кариотипа зубра только акроцентрической Y-хромосомой. Хромосомный набор бизона описывался многократно [Basrur, Moon, 1967; Bhambhani, Kuspira, 1969; Basrur, 1969]. По мнению некоторых авторов, Y-хромосома бизона варьирует по форме от субметацентрической до акроцентрической [Wurster, Benirschke, 1968].

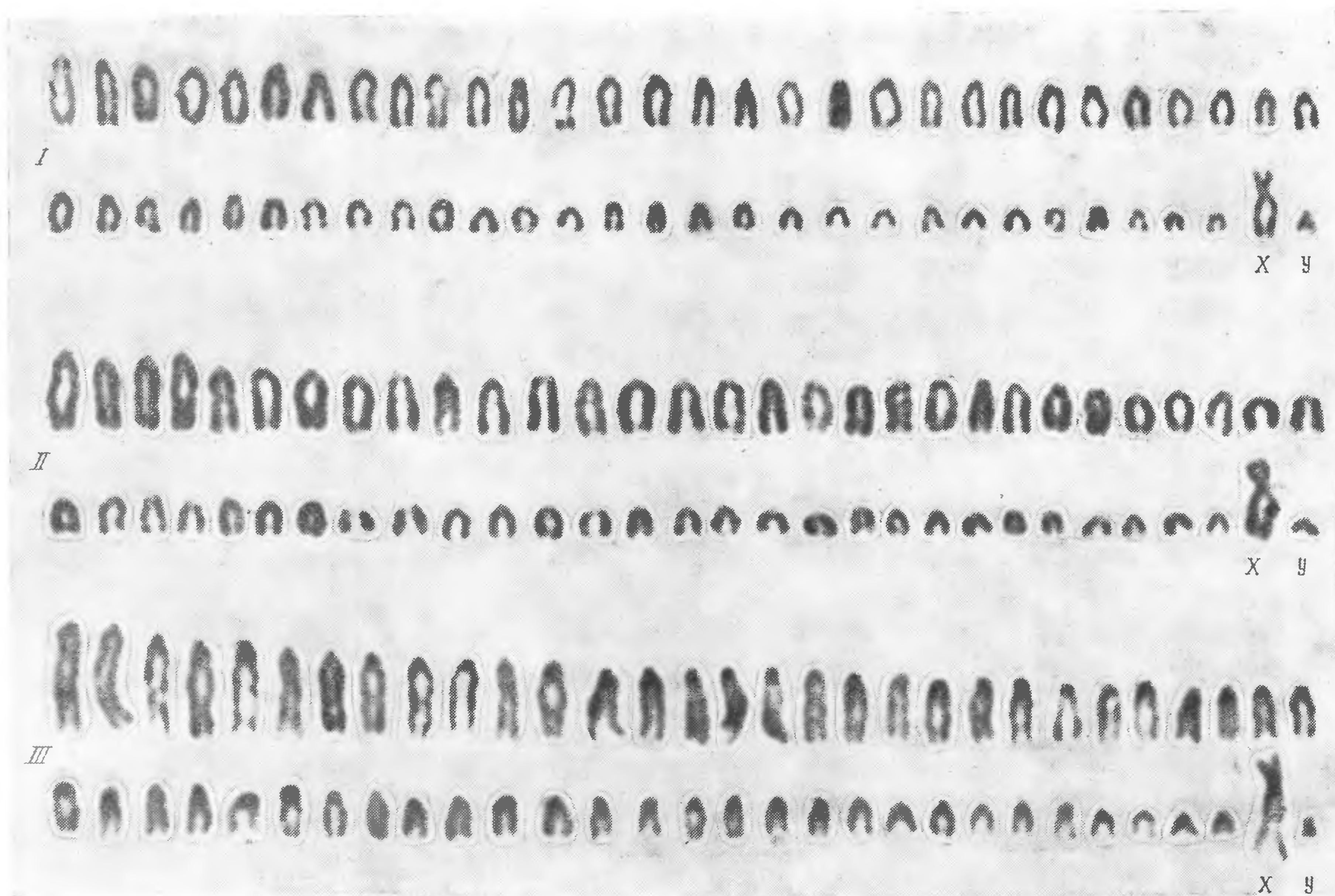
Кариотип крупного рогатого скота (рис. 1, *III*) в существенных чертах такой же, как у зубра и бизона. Диплоидное число 60, X-хромосома крупная субметацентрическая, Y-хромосома мелкая, субметацентрическая, остальные хромосомы акроцентрические, число плеч хромосом равно 62. Хромосомам крупного рогатого скота посвящена огромная литература.

Заслуживает внимания, что зебувидный скот имеет акроцентрическую Y-хромосому и отличается в этом отношении от других пород крупного рогатого скота. Форма Y-хромосомы — достаточно консервативный признак, и поскольку не известно ни одного случая изменения кариотипа в процессе доместикации, то можно скорее допустить, что отличие зебувидного скота является результатом полицентризма процесса одомашнивания крупного рогатого скота. Не исключено, что предком зебувидного скота была азиатская форма тура, Bos primigenius, отличавшаяся от европейского тура формой Y-хромосомы. Подобные географические различия в строении Y-хромосомы известны для нескольких больших политипических видов млекопитающих.

По особенностям хромосомного набора быки трибы Bovinii подразделяются на две группы. Так, очень сходны кариотипы следующих видов: зубр, бизон (Bison), як, крупный рогатый скот (Bos), гаур, бантенг (Bibos).

Число плеч хромосом у этих видов постоянно равно 62, X-хромосома метацентрическая, диплоидное число 60 (лишь у гаура диплоидное число уменьшается до 58 в результате центрического соединения двух пар акроцентрических аутосом в одну пару метацентрических). Между видами этой группы гибриды первого поколения получаются довольно легко, причем самцы оказываются бесплодными, а самки плодовитыми (гибриды зубра и бизона неограниченно плодовиты). Вторую группу образуют буйволы Anoa, Bubalus, Syncerus. Хромосомные наборы всех буйволов имеют много общего. Число плеч хромосом у них постоянно равно 60

Рис. 215. Кариотипы зубра (1), бизона (2) и крупного рогатого скота



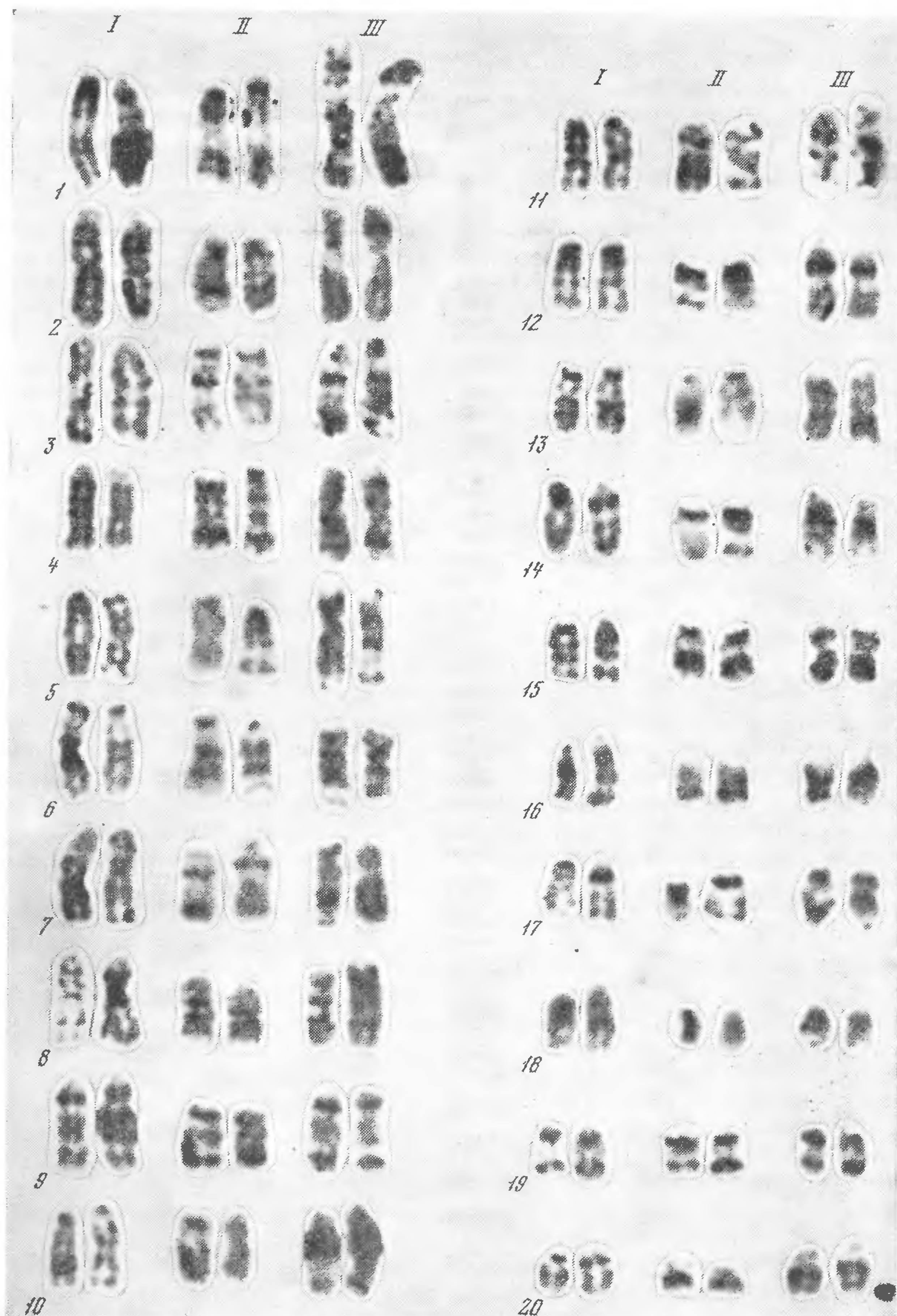
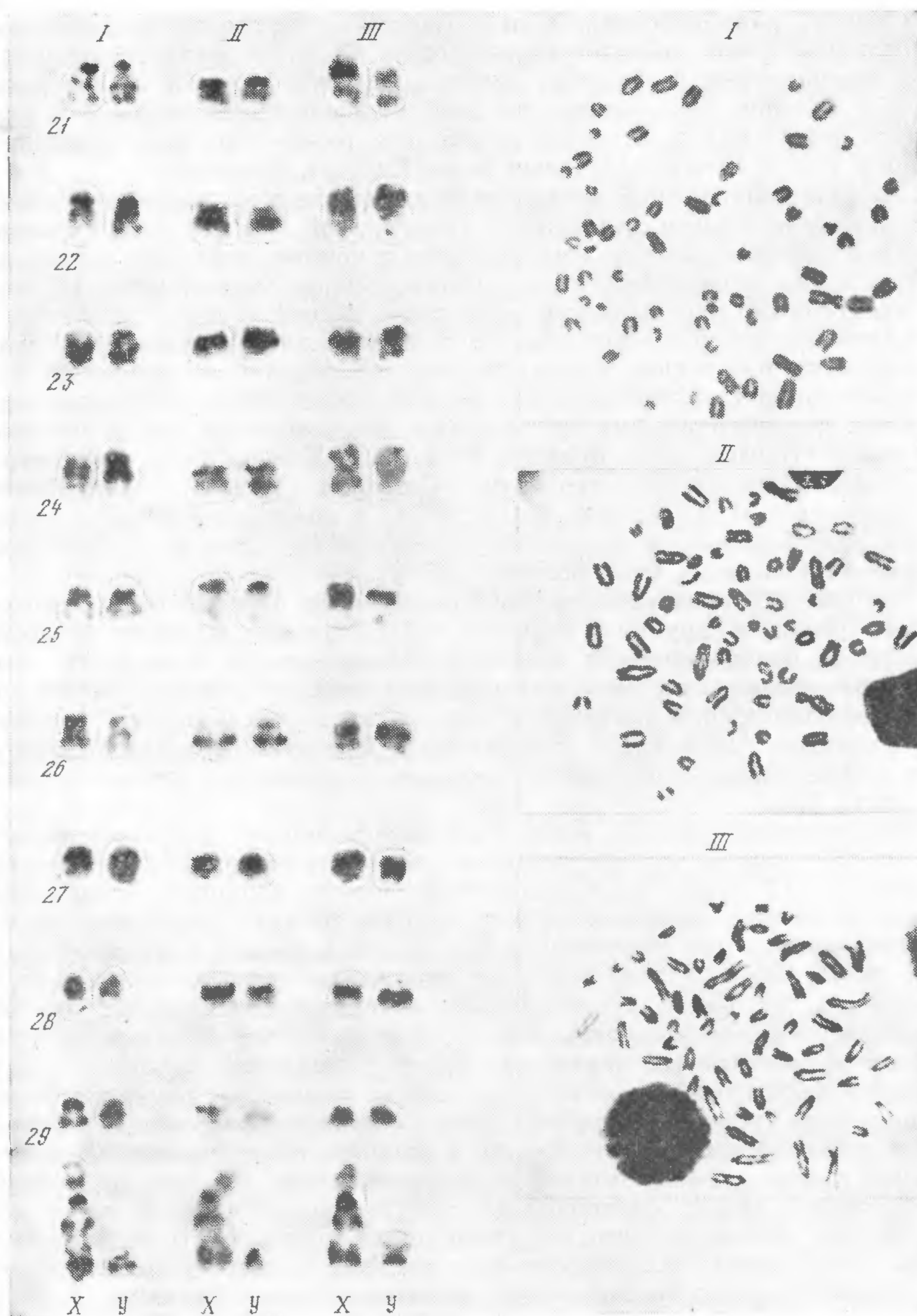

I
II
III
1
2
3
4
5
6
7
8
9
10
I
II
III
11
12
13
14
15
16
17
18
19
20

Рис. 216. Дифференциально окрашенные хромосомы и метафазные пластинки зубра (I), бизона (II) и крупного рогатого скота (III)



(лишь у домашних буйволов 58 в результате нереципрокной транслокации мелкой пары аутосом), X- и Y-хромосомы всегда акроцентрические. Диплоидные числа буйволов варьируют от 48 до 54 преимущественно за счет центрических соединений аутосом. Особенно близки по кариотипу Anoa и Bubalus. Несомненно, что при широкой трактовке рода в трибе Bovinii имеет смысл оставить только два рода — Bos (включая Bison, Bos и Bibos) и Bubalus (включая Anoa, Bubalus, Syncerus).

Характер поперечной исчерченности, выявляемой дифференциальной окраской, специфичен для каждой хромосомной пары, а также сохраняется в перестроенных участках хромосом и поэтому позволяет проследить хромосомные перестройки, произошедшие в процессе эволюции. Поскольку хромосомные наборы быков (Bos, Bison, Bibos) внешне стабильны, то представляет интерес выяснить, действительно ли кариотипы этих видов гомологичны или только сохраняют внешнее сходство. В литературе имеются описания хромосом крупного рогатого скота дифференциально окрашенных флуоресцентными красителями, выявляющими так называемые *Q*-полосы [Hansen, 1972; Schnedl, 1972; Seth, Kunze, 1974], окрашенные на конститутивный гетерохроматин, С-полосы [Hansen, 1973; Schnedl. 1973; Evans e. al., 1973; Seth, Kunze, 1974] и красителем Гимза с различными предобработками, G-полосы [Schnedl, 1972; Evans e. a., 1973; Seth, Kunze, 1974; Masuda, 1974; Schnedl, Czaker, 1974].

На рис. 216 представлены дифференциально окрашенные хромосомы зубра, бизона и крупного рогатого скота. Предварительная обработка трипсином и использование красителя Гимза привели к тому, что центромерные области аутосом у всех трех исследованных видов остались почти неокрашенными, а центромеры половых хромосом, напротив, интенсивно окрашены. Аналогичная картина была получена и другими авторами при дифференциальной окраске хромосом крупного рогатого скота [Schnedl, 1972].

Характерный рисунок поперечной исчерченности позволяет идентифицировать почти все хромосомные пары внутри каждого кариотипа, вплоть до 20-й пары. Что касается более мелких хромосом, то идентификация их крайне затруднена. Сопоставление рисунка дифференциальной окраски хромосом 3 родственных видов, зубра, бизона и крупного рогатого скота, показало, что G-полосы некоторых хромосом (1, 3, 4, 5, 6, 7, 8, 9, 11, 13, 15, 16, 17, 18, 19, 20) обнаруживают сходство, что свидетельствует об их гомологии. Ни в одном случае мы не могли с уверенностью констатировать каких-либо видовых различий G-полос. Следует отметить поразительное соответствие между полосатым рисунком X-хромосомы всех трех исследованных видов: темноокрашенное пятно центромеры, две основные темные полосы в длинном плече хромосомы и одна темная полоса, локализованная в коротком плече. Область центромеры Y-хромосомы сильно окрашивается, так же как и длинное плечо этой хромосомы. Большая часть короткого плеча Y-хромосомы не окрашивается. К сожалению, полученную нами картину G-полос у крупного рогатого скота невозможно сопоставить с литературными данными. Для вы-

явления G-полос различными авторами использовались разные методы предобработки хромосомных препаратов. Например, препараты обрабатывали в 0,007N NaOH, проводили через спирты восходящей концентрации, инкубировали в буферном растворе и после этого красили в растворе Гимза [Schnedl, 1972]. Масуда с сотрудниками препараты предварительно обрабатывал в 0,1%-ном трипсине при 5° C и затем окрашивал в растворе Гимза, приготовленном на фосфатном буфере [Masuda et al., 1974]. В литературе имеются сведения, что различные методы предварительной обработки хромосомных препаратов дают сопоставимые результаты [Раджабли, Крюкова, 1973]. И в нашем случае невозможность сопоставить данные разных авторов скорее всего связана со сложностью кариотипа и недостаточно хорошим воспроизведением в печати хромосомных фотографий.

Литература

Раджабли С. И., Крюкова Е. П. Сравнительный анализ дифференциальной окраски хромосом двух видов хомячков: даурского и китайского.— Цитология, 1973, 15, 12.

Basrur P. K. Hybrid sterility.— In: Comparative mammalian cytogenetics / Ed. K. Benirschke. N. Y.: Springer Verl., 1969.

Basrur P. K., Moon Y. S. Chromosomes of cattle bison and their hybrids, the cattalo.— Amer. J. Vet. Res., 1967, 28, N 126.

Bhambhani R., Kuspira J. The somatic karyotypes of American bison and domestic cattle.— Can. J. Genet. and Cytol., 1969, 11, N 2.

Evans H. J., Buckland R. A., Summer A. T. Chromosome homology and heterochromatin in goat, sheep and cattle studied by banding techniques.— Chromosoma, 1973, 42, N 4.

Fedyk S., Sysa P. Chromosomes of European bison, domestic cattle and their hybrids.— Acta theriol., 1971, 16, N 30.

Hansen K. M. Bovine chromosomes identified by quinacrine mustad and fluorescence microscopy.— Hereditas, 1972, 70, N 2.

Hansen K. M. Heterochromatin (C bands) in bovine chromosomes.— Hereditas, 1973, 73, N 1.

Koulischer L., Tijckans T., Mortelmans J. Mammalian cytogenetics. I. The chromosomes of three species of Bovidae: Bos taurus, Bison bonasus, Cephalophus grimmi.— Acta zool. et pathol. antverpien, 1967, N 43.

Melander Y. The mitotic chromosomes of some cavicorn mammals (Bos taurus, Bison bonasus, L. and Ovis aries, L.).— Hereditas, 1959, 45, N 4.

Masuda H. Giemsa banding patterns of bovine chromosomes.— Jap. J. Zootechn. Sci., 1974, 45, 7.

Schnedl W. Giemsa banding, quinacrine fluorescence and DNA-replication in chromosomes of cattle (Bos taurus).— Chromosoma, 1972, 38, N 3.

Schnedl W. Centromeric heterochromatin in cattle.— Symp. Medica-Hoechst, (Schattauer, Stuttgart, New York), 1973, vol. 6.

Schnedl W., Czaker R. Centromeric heterochromatin and comparison of G-banding in cattle, goat and sheep chromosome (Bovidae).— Cytogenet. and Cell Genet., 1974, 13, N 3.

Seth P., Kunze W. Differential phromosomal staining in Bos taurus (cattle).— Cytologia, 1974, 39, N 2.

Wurster D. H., Benirschke K. Chromosome studies in the superfamily Bovidae.— Chromosoma, 1968, 25, N 2.

Часть третья

Экология

Глава первая

Экология и поведение зубра

Обобщая имеющиеся данные по экологии и поведению зубра, необходимо решить несколько задач. Надо выяснить характерные черты экологии и поведения, которые были свойственны кавказскому и беловежскому подвидам зубров в прошлом, пока на них не оказали существенного влияния процессы синантропизации. Без этого невозможно выяснить эволюционные пути формирования этих подвидов, понять причину появления адаптивных особенностей морфологии и установить подлинную экологическую нишу, к которой приспосабливались зубры в период образования этого своеобразного вида.

Другой круг задач связан с перспективами хозяйственного использования этих животных. Многолетние усилия по охране и восстановлению численности зубров уже сейчас позволяют говорить об этих животных как объекте спортивной охоты. Недалек тот день, когда зубр приобретет некоторое промысловое значение. Вместе с другими видами лесных копытных он позволит нам использовать богатые растительные ресурсы лесных биогеоценозов. Интересы охотничьего хозяйства требуют оценки возможности разведения зубра в новых местообитаниях, использования им различных древесных и растительных кормов. Проблемы возникают в связи с разведением зубра в сельскохозяйственных районах вблизи от поселков.

Исследователь поведения должен обобщить существующий опыт переселения зубров из зоопарков в дикую природу с целью их реакклиматизации. Этот метод все шире будет применяться для восстановления численности других редких видов животных.

Как отмечает А. А. Насимович [1961], зубры нашего времени (в том числе и наблюдавшиеся на Кавказе в конце XIX — начале XX в.) не могут считаться вполне идентичными с исчезнувшим аборигенным зубром. Уже первые исследователи кавказского зубра [Виноградов, 1870; Филатов, 1910] ставили вопрос о том, насколько современные местообитания зубра первичны и насколько определены оттеснением его в недоступные участки гор человеком. Изменение обстановки обитания зубров в то время шло настолько быстро, что за десять с небольшим лет, прошедших со времени исследования Н. Я. Динника до поездок Д. Филатова, были отмечены изменения в использовании местообитаний, размахе миграций, повадках зубра. Несомненно, своеобразны экология и поведение беловежского зубра, обитающего в реликтовом участке леса в условиях многолетнего культурного охотничьего хозяйства.

Мы располагаем на сегодня материалами по трем популяциям зубров. Сравнивая их, вероятно, можно получить достаточно близкое к действительности представление как о первоначальной экологии и поведении зубров, так и о возможностях его расселения и использования в новых местообитаниях. Пожалуй, наиболее существенны для нас данные зоологов, которым посчастливилось наблюдать аборигенного кавказского зубра до момента его исчезновения. Другую группу данных представляют материалы по восстановленной на Кавказе популяции зубров. Как отмечает С. Г. Калугин [1968], современные чистопородные зубры — это пока только своеобразная породная группа зверей в желательном типе горного зубра. Их экстерьерные признаки отличаются от истребленного кавказского зубра.

Наконец, детальные исследования проведены по беловежскому зубру, по которым удается получить достаточное представление об облике равнинного подвида, конечно, учитывая в должной мере своеобразие условий Беловежской пущи.

Кроме того, мы располагаем наблюдениями за зубрами в зоопарках и на местах выпуска в естественные условия, заметками о предпочтении расселяющимися зубрами в определенных местообитаниях специфических кормов, данными об изменении поведения зубра при приручении зверей, содержавшихся в неволе, или одичании животных, выпущенных на свободу и постепенно приобретавших черты поведения диких животных. Все это позволяет нам по крупицам собрать материал о видовых особенностях экологии и поведения или хотя бы наметить круг вопросов, которые еще предстоит разрешить.

Среди морфологических особенностей зубров, особенно существенных при изучении их экологии и поведения, необходимо указать на следующие. Как отмечает К. К. Флеров (см. здесь, ч. 1-я), у зубров более узкое, чем у бизона, рыло, характерная постановка задних ног и головы, делающих наиболее удобным поедание корма, находящегося на уровне морды животного, т. е. побегов коры деревьев и кустарников. Изогнутые рога, челка на лбу и более длинный мех на морде, шее и передней части туловища рассматриваются как защитное приспособление, полезное во время драк [Geist, 1966]. Хвост с кистью на конце помогает отгонять гнус. Охлестывание хвостом наблюдается также как одно из побочных выражений возбуждения — при сильных драках в период гона, у теленка во время сосания. Хвост бывает поднят вертикально или по крайней мере выше горизонтального положения во время бегства при паническом испуге стада, во время игр или сражений, при подходе к незнакомым зубрам, при сильном возбуждении в период гона.

Из органов чувств у зубров наиболее развито обоняние, затем слух, зрение же довольно слабое. По ветру зубры могут почуять человека за 500 шагов [Карцов, 1903]. Значение обоняния в жизни зубров делает для них очень существенной роль ветра. Обладая «верхним» чутьем, зубры при тревоге поднимают голову и принюхиваются. Обоняние имеет большое значение в общении этих животных.

Характерная особенность зубров — своеобразный запах, свойственный как самцам, так и самкам, но особенно сильный у самцов в период гона.

Среди звуков, издаваемых зубрами, отмечено глухое хрюканье при общении между животными, храп и сопение при агрессивном поведении. Телята, а иногда и взрослые зубры (раненые), мычат [И. И. Соколов, 1959].

Характерные местообитания

В конце XIX — в начале XX в. главным местопребыванием зубров на Кавказе был пояс пихтового леса. Все исследователи [Виноградов, 1870; Филатов, 1912] указывали, что зубры также широко использовали широколиственные предгорные леса, а летом выходили на альпийские луга. Понимая, что уход зубров из предгорий был вынужденным, поскольку там возникли многочисленные селения, и что зубры не могли пастись на альпийских лугах, где в летний период содержались многочисленные стада домашних животных, Д. Филатов полагал, что в пихтовом лесу зубр находит достаточно обильный корм, хорошие защитные условия. Между тем наблюдения за современными зубрами в Кавказском заповеднике [Калугин, 1968] показывают избегание ими пихтовых лесов. Как указывает С. Г. Калугин, пихтовый лес служил своеобразным барьером, затруднявшим зубрам расселение. Они избегали его летом и использовали только в поздний осенний и зимний периоды.

Обобщая данные различных исследователей [Виноградов, 1870; Насимович, 1939], мы приходим к выводу о том, что естественными местообитаниями зубра в летний период на Кавказе были лиственные леса у верхнего предела и прилегающая к ним кромка субальпийских пастбищ. Основными местами зимовки зубров служили нижняя часть темнохвойного пояса и широколиственные леса. В Северной Осетии зубры жили в буковых и грабовых лесах Черных гор и предгорий [Наниев, 1956].

В настоящее время в Кавказском заповеднике зубры обитают зимой в широколиственных лесах, расположенных на высоте 400—600 м над уровнем моря. С наступлением весны они поднимаются вслед за отступающей границей снега вверх и к июню-июлю выходят на высокогорные субальпийские и альпийские луга, оставаясь здесь до октября. Позже начинается миграция в обратном направлении (вниз), однако значительная часть зубров может зимовать в верхнем поясе леса. Пихтовый лес, являвшийся во времена Д. Филатова основным местопребыванием зубров, сейчас используется главным образом при снегопадах, сильных ветрах [Калугин, 1968]. Все авторы отмечают, что выход зубров на открытые пространства альпийских лугов носит временный характер. Они не удаляются от опушек, обычно предпочитают пастись на лесных полянах.

Обитание зубров в Беловежской пуще определялось прежде всего ее защитными свойствами. В этом отношении особую роль играли так называемые ольсы — сырые, кочковатые, болотистые низины, поросшие ольхой, ясенем, отчасти дубом. С установлением заповедного режима стаци-

альное размещение зубров стало зависеть в основном от кормности угодий, наличия водопоев и мест отдыха, от защитных условий пущи [Корочкина, 1973].

В бесснежный период зубры придерживаются участков с обилием молодой зеленой растительности: в ранний весенний период — незаливаемых пойм рек, ольсовых и приольсовых участков, в поздний весенний и летний периоды — более возвышенных мест. К концу лета зубры переходят в ольсы, осенью — на сенокосные луга, к местам уборки хлеба [Карцов, 1903; Кулагин, 1919; Корочкина, 1973]. В зимний период распределение зубров в Беловежской пуще определяется расположением подкормочных пунктов, а там, где их нет или недостаточно, зубр придерживается сосновых молодняков, а также смешанных насаждений. По наблюдениям Корочкиной [1973], на распределение зубров по пуще большое влияние оказывает отсутствие преследования со стороны человека и интенсивная подкормка. Видимо, этим объясняется посещение зубрами лесных стаций в основном с целью поисков древесного корма, а не убежища и широкое использование вырубок, кормовых полян и тому подобных участков с большими запасами привлекательных для зубров кустарников и многолетних трав.

В общем, кажется вполне оправданным вывод И. И. Соколова [1959], полагающего наиболее подходящими стациями для зубров смешанные леса с хорошо развитым подлеском из лиственных пород или участки леса, чередующиеся с лесными лужайками и открытыми полянами. Однако стоило бы отметить тяготение зубров к опушкам лесов.

Снежный покров определяет распределение зубров по стациям в значительно меньшей мере, чем кормовые и защитные особенности. По свидетельству Филатова [1910], зубры благополучно перезимовывали в районах, где глубина снежного покрова превышала 50 см. Подолгу обитая на одном участке, они пробивают в снегу систему траншей, которыми регулярно пользуются. Испуганные зубры могут быстро бежать по снегу глубиной до метра. Добывая корм, они раздвигают мордой снег глубиной до 30—40 см. Наконец, в горных районах они всегда могут перейти на склоны южной экспозиции, в места, обдутые ветром, или в пихтарники, где глубина снежного покрова обычно бывает меньше [Насимович, 1961; Калугин, 1968].

Питание и пищевое поведение

Уже первые исследователи кавказского зубра обратили внимание на различия в составе зимой и летом используемых кормов. Если летом зубры поедают в основном травянистую растительность (белокопытник, недотрога, папоротники, калужница, овсяница, костер), то зимой существенное место в пищевом рационе зубров составляет кора и побеги деревьев и кустарников. Известно, что наиболее охотно зубры поедают кору и побеги вяза, рябины, граба, клена, ивы и липы, менее охотно осину, ольху,

пихту. Указывалось также на поедание весной коры груш и яблонь. Едят зубры и листья ежевики [Филатов, 1910, 1912; Динник, 1910].

Основу питания современного кавказского зубра зимой составляют подснежные зеленые растения — ежевика и овсяница. Кроме того, зубры поедают сухую ветошь, кору, побеги деревьев и кустарников. В Беловежской пуще, где зимой зубров постоянно подкармливают, они сравнительно мало едят древесную растительность [Карцов, 1903; Кулагин, 1919; Wroblewski, 1927]. Своеобразные условия питания зубров в Беловежской пуще дали повод к представлению о том, что зубр — животное травоядное и древесный корм для него — вынужденная пища в условиях зимней бескормицы (Wroblewski, 1927]. Однако изучение реакклиматизированных на Кавказе и в Беловежской пуще зубров показало, что это не так.

На Кавказе и в Беловежской пуще зубры поедают побеги и кору в общем одних и тех же видов деревьев и кустарников. Охотнее всего идут в пищу ильм, граб, козья ива, два вида кленов, липа, рябина, лещина, осина. Однако отмечены и различия. В пуще зубры активно объедают молодые деревца дуба, липы, сосны и ясеня. На Кавказе животные используют в пищу кору и побеги яблонь, а также кору, а иногда и прогнившую древесину поваленных пихт. Ель и на Кавказе и в пуще зубры объедают редко. Среди используемых в корм кустарников отмечены бересклет, барбарис, брусника, роза, смородина, черника [Калугин, 1968; Корочкина, 1969]. Охотно поедается омела.

Почти у всех видов деревьев и кустарников зубры скусывают побеги диаметром до 1,5—2 см, листву и кору. Они не едят только что распустившихся листьев, а также листвы с одно-двухгодичных растений осины, ивы, дуба [Корочкина, 1969]. Опавшую листву животные едят только осенью и в начале зимы [Калугин, 1968; Корочкина, 1969]. Кору зубры охотно объедают весной, когда начинается сокодвижение (особенно у ильма, граба, ивы, бука, пихты).

Кору деревьев зубры начинают сгрызать на уровне морды, а уже потом, захватив отделенный от ствола конец и постепенно его пережевывая, отходят от ствола, отчего кора лентой сдирается снизу вверх. Подобный способ особенно характерен при питании корой ильма и бересклета [Калугин, 1968]. Л. В. Заблоцкая (1957) указывает, что погрызы коры на высоте до 2 м встречаются очень редко, однако Д. Филатов [1912] сообщал на основании личных наблюдений, что зубры поднимали голову, объедая побеги и кору, а иногда и поднимались на дыбы, опираясь передними ногами на комель дерева. Животные особенно хорошо объедают кору и побеги упавших деревьев. В Беловежской пуще зубры подобно другим копытным обгрызают упавшие стволы осины.

Как отмечает Заблоцкая, взрослые быки зубров, не довольствуясь мелким подростом, нередко валят деревца осины и пихты высотой до 6—8 м. Зубр сначала раскачивает ствол лбом или рогами, потом налегает грудью, сгибает его тяжестью тела, пропуская между передними ногами. С поваленного дерева животное объедает кору, побеги и листья кроны.

Таблица 33. Использование зубрами видов растений из различных семейств (по данным Калугина, 1968; и Корочкиной, 1972)

Семейство	Кавказ		Беловежская пуща		Семейство	Кавказ		Беловежская пуща	
	всего	основные	всего	основные		всего	основные	всего	основные
Злаки	42	29	43	18	Зонтичные	12	6	13	6
Сложноцветные	39	12	37	15	Норичниковые	2	1	12	2
					Колокольчиковые	3	—	8	2
Бобовые	14	11	29	20					
Осоковые	6	2	19	2	Бурачниковые	8	1	7	1
Лютиковые	13	1	18	6	Мареновые	4	—	7	2
Гвоздичные	9	1	18	1	Гераниевые	4	—	5	1
Губоцветные	15	3	16	4	Крестоцветные	5	2	5	—
Розоцветные	10	1	14	3	Ворсянковые	9	5	2	—

Круглый год зубры едят травянистую растительность. В Кавказском заповеднике известно поедание почти 250 видов травянистых растений, а в Беловежской пуще — более 330. Несмотря на большое разнообразие поедаемых зубрами растений, основу их питания составляют виды, принадлежащие к семействам злаковых, сложноцветных, бобовых, зонтичных (табл. 33).

Злаки наиболее охотно поедаются весной, когда в них содержится значительное количество сахаров [Корочкина, 1972а]. До начала цветения, пока злаки содержат минимальное количество клетчатки, зубры используют в корм все растение. Позже объедаются лишь листья из прикорневой розетки и вегетирующие побеги, а стебель не используется. Все лето и осень зубры поедают отаву на прокошенных или объеденных ранее участках.

Зимой на Кавказе зубры в большом количестве поедают овсяницу, сохраняющуюся под снегом зеленой. Растения, относящиеся к семействам сложноцветных и бобовых, поедаются в течение всей вегетации, несколько хуже после цветения.

Следует отметить, что среди излюбленных зубрами видов травянистых растений преобладают характерные лесные виды. По наблюдениям Л. В. Заблоцкой [1957], С. Г. Калугина [1968], Л. Н. Корочкиной [1972], значение отдельных видов травянистых растений в кормовом рационе зубров заметно меняется по сезонам. Уменьшение или увеличение в питании зубров роли каждого вида связано с изменениями содержания в нем питательных веществ от весны к осени. Животные максимально используют возможность поедания наиболее питательного корма: скусывают лишь наиболее свежие части растений, перекочевывают из одной стации в другую, где развитие растительности запаздывает, выборочно поедают растения из различных ярусов травянистой и древесной расти-

тельности. Весной зубры скусывают растения целиком, в летние месяцы поедают преимущественно верхушки стеблей и листья.

По наблюдениям Калугина [1968], взрослые зубры поедают летом от 30 до 45 кг травы и от 1 до 3 кг древесного корма: коры и ветвей с листьями.

Весной, пока травяной покров редок и корма немного, группа зубров разбредается довольно широко и кормится, более или менее быстро переходя с места на место. В это время нередки значительные кочевки с одного участка на другой [Крайнова, 1951; Корочкина, 1972]. В середине лета зубры обосновываются на наиболее кормных участках и подолгу не покидают их. Как отмечает Корочкина [1972], поведение пасущихся животных взаимосвязано и потому ритм их суточной активности различается не сильно. Однако непосредственно во время кормежки состояния (пастьба, отдых, передвижение) у разных животных не совпадают. В середине лета в Беловежской пуще зубры тратят на пастьбу примерно $^2/_3$ светлого времени суток. Но к концу лета с ухудшением кормовой базы время пастьбы увеличивается, занимая практически весь день. По наблюдениям Калугина [1968], на Кавказе наибольшее время уделяется пастьбе в конце весны (более 9,5 час.). По данным Корочкиной, время пастьбы животных разного пола и возраста различно. Дольше всего пасутся зубрицы с зубрятами. Зубрята в возрасте до 1 года кормятся мало. Время пастьбы взрослых самцов наименьшее.

Пока снег неглубок, зубр легко находит зеленые растения ожины, падуба, зеленухи, поскольку их листья торчат из-под снега. Кроме того, длинные стебли ожины зубр выдергивает из снега при ходьбе [Филатов, 1910]. Добывая корм в более глубоком снегу, зубр проминает его мордой, делая круговые движения головой. Заблоцкая и некоторые другие исследователи сообщают, что более глубокий снег зубр может разгребать сперва ногами, а уже потом расширять лунку круговыми движениями носа. Интересно наблюдение Заблоцкой за добыванием зубрами из земли свеклы и картофеля. Предварительно звери разгребают землю ногами, а потом выгрызают корнеплод.

Первые опыты подкормки зубров на Кавказе сеном были неудачны. Требовалось время для приучения зубров к новому корму [Динник, 1910]. В Беловежской пуще, где зубров издавна подкармливали сеном, хорошо известна их привередливость, выборочное поедание отдельных сухих растений.

Как отмечают А. Ф. Виноградов [1870] и А. А. Насимович [1939], на солонцах зубры пьют воду, поедают землю, лижут камни. Посещая солонцы зимой, когда они замерзают, зубры пробивают копытами лед и пьют воду. По-видимому, существенна традиция солонцевания в определенном месте. Известны случаи длительного посещения зубрами места, где когда-то была рассыпана соль. Аналогичные факты преимущественного посещения зубрами привычных мест солонцевания приводят и другие исследователи. Зубры легко приучались к искусственным солонцам, создаваемым охотниками или егерями.

С анализом питания зубра тесно связан вопрос о его конкурентных отношениях с другими копытными. Для кавказского зубра и благородного оленя сейчас установлено около 150 общих видов кормовых растений [Александров, 1958]. В Беловежской пуще известно 66 видов растений, поедаемых как зубрами, так и благородными оленями. Около 100 общих с зубром поедаемых кормовых растений известно для косули и лося [Заблоцкая, 1957]. Дальнейшее изучение питания копытных выявит все новые и новые виды растений, используемых разными копытными. По-видимому, более перспективен путь установления общности особо предпочитаемых животными видов растений, а также определяемых экологией питания особенностей пищеварительного тракта [Саблина, 1970].

Наиболее известны конкурентные отношения зубра с благородным оленем. Сильно размножившиеся в начале века в Беловежской пуще олени способствовали угнетению, а местами уничтожению лиственных пород. В результате была резко обеднена кормовая база зубров. Животные были истощены, особенно страдал молодняк, а также кормящие самки. Это еще раз показывает, сколь важно для нормального питания зубров использование древесной и кустарниковой растительности. Как отмечает Заблоцкая [1957], различие в питании зубра и благородного оленя сводится к большему поеданию зубром коры деревьев, а также крупного сочного разнотравья. Кроме того, в питании благородного оленя, а также косули большое значение имеют побеги сосны и можжевельника.

Косуля более травоядна, чем зубр, однако для нее меньшее значение имеют гидрофильные растения, а также поросль ивы и черемухи вдоль речек. Среди различий в питании лося и зубра Заблоцкая [1957] указывает на большее значение в питании лося водной растительности, поедание побегов хвойных пород и более ограниченное использование коры деревьев и кустарников. Важным конкурентом зубра может быть также лань [Карцов, 1903], а при расселении зубра на восток — марал и пятнистый олень [Заблоцкая, 1957]. Разнообразие поедаемых зубром кормов, по-видимому, больше, чем у других копытных, являющихся его конкурентами. Однако в зимний период в районах, где достаточное количество древесной и кустарниковой растительности является условием успешного перезимовывания копытных, конкурентные отношения могут резко обостряться (рис. 217).

Размножение и половое поведение

Гон у зубров происходит осенью, разгар его приходится на конец августа — начало сентября. Известно, что у аборигенных кавказских зубров длительность гона была невелика. По А. Ф. Виноградову [1870], гон у кавказских зубров продолжался около трех недель, начиная с конца августа. Аналогичные данные приводят Д. Филатов [1910] и Н. Динник [1910]. В Беловежской пуще, в Аскании-Нова, в зоопарках, где зубров подкармливают и условия жизни их в течение года изменяются значительно меньше, чем в природе, сроки гона очень растянуты и телята рождают-

ся практически в течение всего года. Если у диких беловежских зубров период течки приходился на август-сентябрь и длился около двух-трех недель [Карцов, 1903; Wroblewski, 1927], то в настоящее время спаривание происходит в течение всего года, за исключением мая [Корочкина, 1971]. В Аскании-Нова бо́льшая часть самок приходила в охоту весной (в конце марта, в начале апреля) и осенью (с конца июля до сентября). По мере дичания зубров, с переходом на вольное содержание без подкормки растянутость гона сокращается, и в настоящее время в Кавказском заповеднике гон приходится на август-сентябрь [Калугин, 1968].

Наблюдения за изменением сезонной приуроченности сроков гона у зубра представляют значительный теоретический интерес. Они показывают преобладающее влияние кормовых условий, а не изменения светового режима, температуры, фенологии вегетации растительности, которые, вероятно, имеют значение сигнальных факторов.

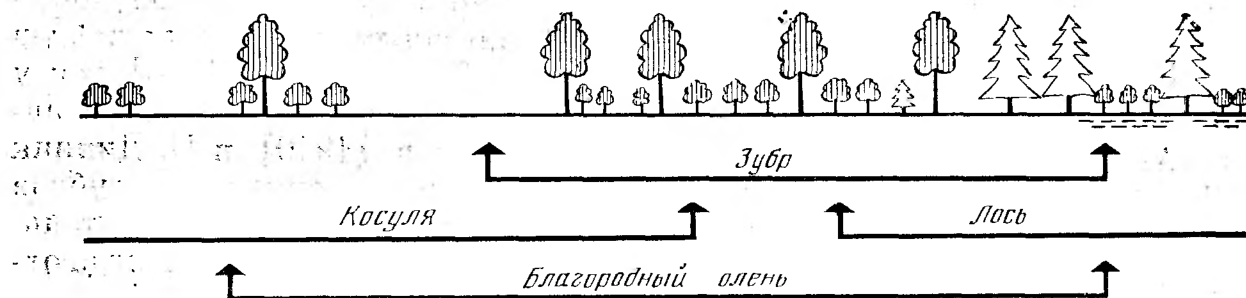
Зубрицы находятся в состоянии течки 1—2 суток [Калугин, 1968], однако могут наблюдаться значительные вариации [Jaczewski, 1958].

Продолжительность беременности в настоящее время установлена весьма точно. Она продолжается в среднем 9 месяцев: в Кавказском заповеднике от 261 до 283 дней, в Беловежской пуще — 257—272 дня, в Приокско-Террасном заповеднике — 262—267 дней. Ячевский [Jaczewski, 1958] определяет среднюю продолжительность беременности в 265 дней.

На Западном Кавказе и в Беловежской пуще в начале XX в. зубрята обычно рождались с 5 мая по 15 июня [Насимович, 1961]. Сейчас в Беловежской пуще основная масса отелов приходится на период с 1 апреля по 1 сентября [Корочкина, 1971]. Чаще всего зубрицы телятся в мае, несколько реже в июне. В последующие месяцы частота отелов все более снижается [Jaczewski, 1958].

Дикие зубры Беловежской пущи в прошлом веке впервые приносили приплод на шестом году жизни [Усов, 1865, Кулагин, 1919]. Однако при содержании зубров в зоопарках было установлено, что животное достигает физиологической половой зрелости, как правило, в 2 года 3 месяца [Заблоцкий, 1957]. Соответственно многие из зубриц рождают телят в 3 года, а большинство в 4 года. В настоящее время в Кавказском заповеднике, по мере одичания зубров, отел в трехлетнем возрасте стал

Рис. 217. Экологические ниши пищевых конкурентов зубра



редким, а в четырехлетнем — нормой. Имеются случаи первого отела в пятилетнем возрасте [Калугин, 1968].

Аборигенные кавказские зубрицы, вероятно, приносили телят раз в 2—3 года. Для вольных зубриц Беловежской пущи С. А. Северцов (1940) считал нормальным двухлетний перерыв между отелами. Однако опыт разведения зубров в зоопарках, в заповедниках при полувольном содержании показал, что зубрицы могут приносить телят ежегодно. Как указывает М. А. Заблоцкий [1957], период между двумя деторождениями в 1 год должен являться нормой при разведении зубров в питомниках. Корочкина [1971] отмечает, что в настоящее время в среднем между двумя отелами у зубриц Беловежской пущи проходит 1 год 3 месяца.

Зубрицы Кавказского заповедника могут приносить телят до 18—20 лет. Как установили Ячевский [Jaczewski, 1958] и Корочкина [1971], зубры наиболее плодовиты в возрасте от 4 до 13 лет. В благоприятных условиях при достаточном количестве корма самки могут приносить приплод и до 20—25 лет.

Зубры, как правило, приносят одного теленка. Двойни редки [Насимович, 1961; Корочкина, 1971]. Количество самцов и самок среди новорожденных зубрят в среднем одинаково. Однако в разные годы (а иногда и в отдельные периоды отела в течение одного года) в приплоде преобладают особи того или другого пола, что большинство авторов связывают с влиянием изменений естественной кормовой базы [Калугин, 1968; Корочкина, 1971].

Заблоцким [1957] предложено оценивать потенциальную плодовитость зубриц при помощи показателя плодовитости. Он рассчитывается исходя из первого отела в 4 года и дальнейших ежегодных отелов до конца жизни. Реальная плодовитость у зубриц, содержащихся в загонах в относительно благоприятных условиях, нередко составляет 100% потенциальной или больше ее, если животные начали телиться в 3 года. Однако при полувольном содержании реальная плодовитость обычно составляет 80—100% потенциальной [Калугин, 1968].

Самцы, по-видимому, достигают половой зрелости очень рано. Известны случаи успешного покрытия зубренком самок на втором году жизни [Заблоцкий, 1957; Калугин, 1968]. Судя по данным Заблоцкого [1957] о размере приплода, полученного от самцов различного возраста, в зоопарках и питомниках наибольшее значение как производители имеют самцы в возрасте от 4 до 10 лет. Как отмечают многие авторы, в вольно содержащихся стадах молодые самцы почти полностью отстраняются от участия в размножении более взрослыми. Так что в действительности самцы становятся производителями не раньше 5—7 лет. Животные старше 10—11 лет, по-видимому, также не участвуют в размножении в результате конкуренции более молодых и энергичных самцов (табл. 34).

Как известно, зубры относятся к полиэстричным животным. Овуляция происходит под влиянием многих факторов, среди которых Ячевский отмечает воздействие спаривания, состояние нервной системы, присутствие самца, кормовые условия года и др. Если зубрица не была оплодо-

Таблица 34. Возрастные показатели плодовитости зубриц (годы)

Показатель	Аборигенные кавказские [Филатов, 1912]	Беловежские в начале XX в. [Северцов, 1940]	При вольном содержании (Кавказ) [Калугин, 1968]	При полувольном содержании (Беловежская пуща) [Jaczewski, 1958; Корочкина, 1971]	При содержании в загоне (Приокско-Террасный) [Заблоцкий, 1957]
Возраст первого отела	?	5	4–5	3–4	3–4
Возраст последнего отела	20	?	?	13–14	19
Интервал между двумя отелами	2–3	2	?	1 года 3 мес.	1
Возраст полового созревания самцов	?	3	1 года 4 мес.– 3 года	2–3	2–3
Реальное участие самцов в размножении	6–?	6–?		5–10	5–11

творена, она вновь приходит в охоту через 20—30 дней (этот срок может колебаться от 10 до 70 дней). После отела эструс может наблюдаться уже через 22 дня, но обычно позже — через 40—80 дней [Заблоцкий, 1957; Jaczewski, 1958].

В период гона самцы присоединяются к группам самок с телятами. Усиливается конкуренция между самцами, приводящая к учащению стычек, частичной перестройке иерархии в пользу более агрессивных животных. Быки отгоняют соперников, а также и самок и телят от зубрицы, пришедшей в охоту. Более частым становится маркирование территории: быки сдирают рогами с деревьев кору, трутся о стволы боками, валяются. Самка в состоянии охоты также становится более агрессивной, отгоняет других самок и телят (в том числе и своего). Нередко происходит перестройка иерархии среди самок [Дерягина, 1972].

Важным элементом полового поведения самцов является неотступное следование за зубрицей, находящейся в охоте. И. Макхью [McHugh, 1958] называет такое поведение tending, а Ячевский [Jaczewski, 1958] пишет, что зубр начинает ассистировать самке. Зубр неотрывно следует за самкой, отгоняет других самцов, подолгу стоит рядом с самкой — параллельно ей, голова в ту же сторону. Последнее характерно также и для бизонов (Bison bison) и гауров (Bos gaurus) (у домашнего скота обычно стояние самца и самки параллельно друг другу, но голова к хвосту партнера) [Schloeth, 1961; Schaller, 1967; Lott, 1974].

Самец пытается контролировать направление движения коровы, когда она стремится не отстать от группы. Ухаживающий за самкой зубр время от времени обнюхивает и облизывает ее бока, шею, морду, анальную область. После обнюхивания гениталий самки, а также ее мочи, бык не-

редко «флемует», т. е. задирает голову вверх, слегка приоткрыв рот, вытягивает шею. Бык трется мордой о тело зубрицы, тычется носом или лбом в ее шею, морду, бок [Дерягина, 1972].

Вспрыгиванию самца на самку обычно предшествует закидывание головы на ее спину. После этого бык отрывает передние ноги от земли, его подбородок и шея скользят вдоль спины самки, пока он не обхватит передними ногами ее бока. Если самка не готова к спариванию, она уходит от быка после его попытки положить голову ей на спину или уже в ходе вспрыгивания. Характерное движение головой (как бы замахивание перед тем, как закинуть ее на спину самки) составляет, по-видимому, самостоятельную реакцию быка [Lott, 1974].

В первый день охоты зубрица нередко проявляет по отношению к самцу агрессивное поведение, правда, не слишком интенсивное: бодает партнера, отходит от него. Иногда она сама закидывает голову ему на спину. Наблюдаются и вспрыгивания зубриц, находящихся в охоте на других самок. В ответ на облизывание самцом гениталий самка приседает в позе мочеиспускания. Наблюдаются также тыканье самки носом в самца, трение о него.

Спаривание обычно повторяется неоднократно в течение дня. Отмечается много неудачных попыток. Самцы, в том числе взрослые и даже старые, часто делают садку не вполне правильно (на бок самки). Нередки садки без эрекции члена или с неудачной интромиссией. Копуляция продолжается несколько секунд.

Лотт [Lott, 1974] подчеркивает, что у бизонов самка сразу после вспрыгивания самца начинает двигаться вперед и бык как бы едет на ней, делая короткие шаги на задних ногах. Лотт полагает, что это важная отличительная особенность спаривания бизонов от домашнего скота, у которого корова все время койтуса стоит неподвижно. Относительно зубров данных о деталях спаривания нет.

После спаривания бык стоит, тяжело дыша, или ложится. Самка чаще ложится (чуть на бок, с характерно отставленным в сторону хвостом). Стоит она, приопустив зад, отставив назад и вытянув горизонтально хвост. Зубрица часто мочится [Jaczewski, 1958; Дерягина, 1972].

Примерно через сутки после первых спариваний проявления эструса у зубрицы начинают затухать, быки теряют к ней интерес. Тем не менее некоторые особенности позы и движений самки в охоте сохраняются еще некоторое время. Отмечаются характерно выгнутая задняя часть спины, выделения из вульвы и т. п. [Jaczewski, 1958].

Формирование поведения. Материнское поведение

Зубрицы отделяются от стада незадолго перед отелом. Но уже за несколько недель до этого они становятся агрессивны к молодым самцам, отгоняют и бьют их, а от взрослых самцов уходят [Калугин, 1968]. Зубрица остается вдвоем с теленком вне стада несколько дней до тех пор,

пока он не окрепнет и не сможет следовать достаточно быстро за матерью и за группой.

Однако, как отмечал Д. Филатов, во время отела старой самки — вожака группы остальные члены группы держались неподалеку. Калугин пишет, что в последние одну-две недели перед отелом зубрицы образуют обособленную группу, держащуюся на небольшом участке. О нахождении неподалеку одна от другой трех только что отелившихся зубриц упоминает Динник [1910]. Отделение зубриц от группы в период отела, так же как объединение отделившихся зубриц в особые группы, вероятно, связано не только с особенностями суточного ритма и неспособностью малыша достаточно быстро следовать за матерью. Как отмечает Филатов, и вернувшись в группу, зубрица с новорожденным теленком продолжают находиться в некотором отдалении от соседей. Отмечена ее повышенная агрессивность к другим зубрам, в том числе к чужим зубрятам, она защищает малыша от хищников. Вероятно, правильнее связывать агрессивность зубрицы с ее общей повышенной возбужденностью в период отела. Сохранение дистанции с соседями обеспечивает благоприятные условия для процесса социализации малыша с матерью, т. е. запоминание ее запаха, голоса и внешнего облика.

По наблюдениям Калугина, отел продолжается 30—40 мин. Взрослые зубрицы телятся быстрее, чем те, что рожают впервые. Отелившаяся самка поедает послед, а также выгрызает на копытах зубренка хрящ [Wroblewski, 1927; Калугин, 1968].

Зубренок стоит на ногах через час после рождения, через полтора часа способен следовать за матерью [Заблоцкий, 1957]. Однако сопровождать ее постоянно он может лишь по прошествии недели или немного раньше. По данным Калугина, зубренок в первые месяцы сосет в течение дня пять-шесть раз, а за сутки до восьми раз. Каждое сосание продолжается 4—8 мин. Лактация у зубриц длится 8—10 месяцев. В ее последний месяц зубрята сосут уже только один-два раза в сутки. Молоко зубриц отличается высокой жирностью (8—9%), однако общее количество молока невелико.

Известны факты более длительного кормления зубрицами телят — до 1,5 и даже 2 лет [Карцов, 1903]. Обычно самки отгоняют таких телят после нового отела, однако известны случаи, когда они продолжали кормить и их [Wroblewski, 1927].

Нуждаются в дальнейшем уточнении наблюдения за агрессивностью кормящих зубриц по отношению к чужим малышам [Калугин, 1968]. Это противоречит данным Кулагина [1919]. По наблюдениям за другими копытными нам известно, что отношение самок к чужим телятам через некоторое время после отела меняется, и они становятся равнодушными к их приближению и даже попыткам сосать. Иначе трудно было бы объяснить образование зубрятами старше месячного возраста так называемых «детских садов», т. е. групп маленьких зубрят, вместе с которыми находится одна или две взрослые самки, в то время как остальные матери пасутся поодаль [Кулагин, 1919]. Быть может, повышенная агрес-

сивность зубриц по отношению к месячным телятам имеет место лишь в моменты накопления в вымени молока и связанного с ним усиления материнской активности. В промежутках между этими моментами можно предполагать большую терпимость к чужим малышам.

Зубрицам свойственна охрана теленка от хищников, в частности от медведя [Калугин, 1968], а также от человека. У аборигенных зубров Кавказа агрессия по отношению к человеку ограничивалась лишь демонстрациями: корова набегала на людей, фыркала, делала бодающие движения головой, хотя вплотную к людям все же не подходила и в конце концов убегала. У современных кавказских зубров, хорошо знакомых с человеком, а также у зубров Беловежской пущи отмечается и активное нападение на человека, приблизившегося к теленку в первые месяцы его жизни [Калугин, 1968, и др.]. Интересен факт, сообщаемый Филатовым, о защите теленка старым самцом при попытке отбить теленка от табунка.

В первые дни жизни зубренок не умеет быстро передвигаться в условиях горного леса, где много камней, валежника, кустов. Известна находка мертвого зубренка, вероятно, упавшего под лежачее дерево и не сумевшего оттуда выбраться [Филатов, 1912]. Случалось, что зубрята застревали в камнях, когда их ловили люди. Представляют большой интерес наблюдения С. Г. Калугина за равнинными зубрами, перевезенными на Кавказ. При перегоне выяснилось, что они были не приспособлены к передвижению в горах, шли неосторожно по камнепадам и осыпям, падали с обрывов, не переступали и не перепрыгивали стволы поваленных деревьев, как это делают аборигенные зубры, а обходили их.

По данным Л. В. Заблоцкой [1957], телята начинают есть траву в возрасте 19—20 дней. Листья деревьев используются с двухмесячного возраста, а к зиме качественный состав питания молодняка не отличается от взрослых. Зубрята хорошо едят сено, ветки, обгладывают кору деревьев.

Следует отметить также замечания Заблоцкой о том, что зубры при акклиматизации в новых условиях оказывались способными осваивать новые подходящие для зубров и доступные в данных условиях корма. Зубры, перевезенные из степи на Кавказ, из года в год увеличивали ассортимент поедаемых древесных кормов. Беловежские зубры на Кавказе стали есть кору пихты. В Московской области кавказские зубры поедали черемуху и липу, в Аскании-Нова — побеги и листья акации.

Большинство авторов отрицают у зубров способность к тебеневке, т. е. разгребанию передними ногами земли и снега. О подобном поведении сообщает лишь Заблоцкая. На то, что зубр редко разгребает снег ногами, указывает А. А. Слудский [1963]. По мнению этого автора, слабую приспособленность к тебеневке зубра (так же как и лося) можно объяснить тем, что зимой они в основном кормятся ветками и корой древесных пород. Можно отметить, однако, что царапающие движения передними ногами, лежащие в основе реакции тебеневки, зубрам присущи. Подобная реакция лежит в основе агрессивного поведения зубров самцов в период гона, в возбуждении роющих передними ногами землю. Интересно на-

блюдение Корочкиной [1971] за зубрами, попавшими в ловушку. Два из них так сильно гребли ногами, что в конце концов оказались стоящими в глубокой, доходящей до коленного сустава, яме.

Социальная связь с членами группы формируется у зубрят к месячному возрасту, хотя полного развития она, очевидно, достигает лишь к моменту окончания подсосного периода, когда при разделении стад зубрята могут уходить от матерей на длительное время [Калугин, 1968]. Для зубрят старше месячного возраста характерно образование отдельных особняком держащихся групп. Филатов считает зубрят способными разыскивать по следу стадо.

Поведение зубров разного возраста по отношению к человеку позволяет проследить некоторые особенности формирования оборонительного поведения. Зубрята не боятся человека, спокойно его рассматривают, не убегая [Филатов, 1910]. Вероятно, оборонительная реакция на человека формируется первоначально в связи с подражанием более старшим особям. Все исследователи отмечают любопытство зубрят, как, впрочем, и взрослых зубров.

Отмечена склонность зубрят к играм. М. А. Дерягина [1972] описывает среди игр бодание, толкание оппонента носом, бег друг за дружкой, подпрыгивание с опорой на задние ноги или прыжки с отталкиванием всеми четырьмя конечностями, закидывание головы на спину партнера, садки, трение головой о шею или бок оппонента. В этих игровых элементах мы без труда различаем начальные элементы социального и полового поведения.

Оборонительное поведение

Все авторы отмечают преобладающую роль обоняния в различении зубрами опасности. Как отмечал Филатов [1910], даже малейшее дуновение ветра от человека к зубру тотчас обращало последнего в бегство. По данным Калугина [1968], к современным кавказским зубрам с подветренной стороны можно подойти на 10—15 м, однако с наветренной стороны зубр почует человека на расстоянии 65—100 м.

Зубры обладают хорошим слухом. Необычный шум усиливает их настороженность и заставляет более или менее быстрым шагом удаляться от подозрительного места или от преследователей. Способность зубров различать врага зрением, по-видимому, очень слаба. Филатов [1912] сообщает, что приближался к зубру по совершенно открытому месту на десять-пятнадцать шагов и тот не мог его опознать. Вид человека вызывает у зубров волнение, нередко сопровождающееся испражнением. Филатов указывает на попытки зубров избавиться от неприятного зрительного стимула таким неадекватным способом, как прятанием головы за куст или за дерево. Калугин отмечает, что зубры меньше боятся всадника, чем пешего человека. Со слабой способностью к различению зрительного образа, по-видимому, связано так называемое любопытство зубров. Стараясь рассмотреть приближающегося человека или животное, они выхо-

дят вперед. Подобное поведение особенно характерно для зубрят-сеголеток.

Порядок ухода аборигенного кавказского зубра от опасности различался в зависимости от степени испуга животных, что нередко было связано с тем, насколько хорошо они распознали грозящую им опасность. Почуяв человека, зубры вздрагивали, вздергивали вверх голову, бросались в противоположную сторону. Они убегали, не пытаясь разглядеть его, потом переходили на рысь и шаг. Удалялись они довольно далеко, были настороженны и не позволяли охотнику приблизиться к себе. Не слишком испуганные животные, особенно когда они еще не почуяли запаха человека, отбегали недалеко и останавливались. Нередко отдельные зубры выходили немного вперед, чтобы разузнать, что их напугало. Во время остановки зубры обязательно испражнялись. Эта реакция наблюдалась и в других случаях повышенного возбуждения зубров. Не отмечалось, чтобы какие-либо из членов группы чаще других воспринимали сигнал об опасности и служили постоянными сторожами.

Внезапно испуганные зубры всегда бросались бежать вниз по склону [Сатунин, 1898, Динник, 1910]. Чрезвычайно напуганные, животные бежали, не разбирая дороги, слышался громкий треск ломаемых кустарников. Зубры бежали неширокой полосой, по-видимому, в значительной мере следуя друг за другом, о чем можно было судить по следам в местах, где они, тесня один другого, протискивались между стволами упавших деревьев. Нередко стадо разбивалось на мелкие группы, которые разбегались в разных направлениях [Сатунин, 1898; Филатов, 1912].

Для аборигенных кавказских зубров неоднократно отмечалось, что при интенсивном преследовании человеком группа покидает район обычного местообитания и переходит к другой, иногда лежащий в десятках километров от прежнего. В годы массового преследования зубры из основной области обитания переваливали через главный хребет на запад и на юг, уходили на восток и даже на север в предгорья [Филатов, 1912].

У встревоженных зубров, когда они осторожно возвращались к месту, где были только что испуганы, иногда отмечалось характерное хрюканье. Тяжело раненные животные издавали рев, напоминавший рев домашней коровы [Филатов, 1910].

Активное нападение испуганных аборигенных кавказских зубров на людей отмечалось очень редко. О таких фактах сообщают Филатов [1910] и Динник [1910]. Как правило, это были взрослые зубры самцы. Однако зубры, хорошо знакомые с человеком, содержащиеся в загонах, а также вольные, но часто видящие людей на подкормочных площадках, бывают агрессивны. В Беловежской пуще известны случаи, когда зубры не уступали дорогу людям, были случаи нападения быков-одинцов на проезжающие подводы с сеном [Карцов, 1903; Wróblewski, 1927]. В период восстановления зубра на Кавказе, когда они содержались в загонах, случаи нападения на людей также были нередки. Калугин отмечает, что зубры смелее нападают на одного человека, чем на нескольких. С переходом к вольному содержанию зубров и, следовательно, более редким

контактам их с человеком пугливость зубров вновь повышается и случаи нападения на людей прекращаются.

Аборигенные кавказские зубры отличались большой осторожностью и пугливостью. Зубры Беловежской пущи, привыкшие к подкормке, а также животные, содержавшиеся в загонах, утратили эту природную осторожность. После перехода к вольному содержанию зубров Кавказского заповедника они вновь обрели пугливость своих диких предков. В настоящее время на открытых местах стадо замечает и не подпускает к себе человека и на 100 м. Особой пугливостью отличаются зубрята-сеголетки [Калугин, 1968].

Филатов отмечал ослабление оборонительной активности зубриц с маленькими зубрятами. Наблюдается зависимость оборонительного поведения зубров от поведения соседей. Если не все зубры заметили опасность и часть группы осталась спокойной, это может успокаивающе повлиять и на остальных животных. Филатов отмечал изменение пугливости аборигенных кавказских зубров по сезонам. Весной, отвыкнув за зиму от преследования охотниками, зубры были менее пугливы, ближе подпускали людей. В течение лета, часто подвергаясь нападениям браконьеров, сталкиваясь с пастухами, поднимавшимися со стадами домашних животных на альпийские луга, зубры становились очень осторожны и убегали при малейшей тревоге.

Помимо человека врагами зубров являются волки. Как сообщал Усов [1865], при нападении волков взрослые зубры образуют каре рогами наружу, пряча телят в середину. Из наблюдений за бизонами известно, что каре может смещаться, постепенно переводя телят в безопасное место, или даже наступать на волков. Однако подобный способ защиты, вероятно, используется не всегда, а тем более не всегда удачен. Многие авторы сообщают, что при нападении собак и волков бизоны и зубры обращаются в бегство [Усов, 1865; Seton, 1927; Soper, 1941; Dodge, 1959].

Этологическая структура

Аборигенного кавказского зубра чаще всего встречали группами по 4—8 особей. В Беловежской пуще, по данным Усова [1865], Карцова [1903] и Кулагина [1919], группы были несколько больше — до 15—18 голов. Нередко встречались более крупные группы и на Кавказе — до 15—30, а по данным Динника [1910],— до 50—60 особей. Примерно такие же скопления наблюдались и в Беловежской пуще. Однако многие авторы указывают, что подобные скопления существовали недолго: во время массового лета слепней в пуще [Wroblewski, 1927], на солонцах, на богатых кормом участках, которых по мере сокращения пригодных для зубров стаций в связи с усиленной рубкой леса и выпасом домашнего скота становилось все меньше. Современные зубры Кавказского заповедника чаще всего встречаются группами по 3—10 особей (29,1%), несколько реже группами в 11—20 особей (27,1%) и 21—40 особей (22,3%) [Калугин; 1968].

Показатели стадности лишь очень приблизительно характеризуют этологическую структуру популяций зубров. Более адекватное представление дает анализ полового и возрастного состава групп. Как указывал Филатов [1912], популяции зубров состоят из групп, включающих большей частью самок, их потомство, молодых зубров и одиночных особей, которыми обычно оказываются взрослые самцы, а иногда и коровы. Последние чаще встречаются вдвоем. Как предполагал Филатов, в группах помимо коровы-родоначальницы может оставаться ее старшая дочь с потомством. Таким образом, по этому автору, группа имеет характер клана. Прямых доказательств этого Филатов не привел.

Как показали наблюдения над современными кавказскими зубрами, группа очень редко образуется из разросшейся семьи, старой самки, ее дочерей и внучек [Калугин, 1968]. По-видимому, большое значение в группах зубров имеет личная привязанность животных. Филатов приводил наблюдения за привязанностью группы к старой корове. Она не покидает отелившейся родоначальницы.

Калугин дает описания случая, когда группа, состоявшая из 1 зубрицы и 6 молодых самцов разного возраста, длительное время паслась вместе. При отлове в Беловежской пуще 3 зубров, державшихся одной группой, животные не покидали товарища, попавшего в ловушку. Их не пугали ни голоса людей, ни шум работающего трактора. Оставшись на свободе, последний зубр даже пытался бросаться на людей [Корочкина, 1971]. Тем не менее, как полагает Калугин [1968], зубры в настоящее время не образуют постоянных по составу групп, основанных на личной привязанности животных. Однако не вызывает сомнения, что маточные группы (самки с их потомством и примкнувшим молодняком) составляют основу этологической структуры популяции зубров.

Важный элемент этологической структуры вне периода гона составляют одиночные или объединившиеся в небольшие группы самцы. Быки отделяются от стада в возрасте 4—5 лет [Филатов, 1912], вытесняемые примкнувшими к маточной группе в период гона взрослыми быками. Чаще в одиночку ходят старые быки, а иногда и старые коровы. Изгнанные из стада молодые самцы покидают район прежнего обитания и возвращаются лишь на следующий год. По мнению Врублевского, в некоторых случаях в период гона со стадом находились одни и те же самцы. Если учесть оседлость зубров и их большую привязанность к постоянному участку обитания, подобное явление кажется вполне вероятным.

Как отмечают С. Г. Калугин [1968] и М. А. Дерягина [1972], зубрята старше месячного возраста держатся в стаде отдельным табунком. Обычно вместе с ними находятся одна или две самки.

У современных кавказских зубров самцы присоединяются к стадам во второй половине июля или несколько позже, что связано с появлением в стаде зубриц в состоянии течки. Как пишет Калугин, в последние годы одновременно с увеличением общего количества зубров стало отмечаться образование во время гона больших стад зубров, обитающих в одном районе. Нередко одно такое стадо включает до половины всех зубров, состав-

ляющих популяцию. В таком стаде одновременно находится несколько зубриц в течке и несколько взрослых самцов. Крупные стада большей частью держатся в открытых стациях у верхней границы леса на субальпийских и альпийских лугах.

Подобных скоплений у аборигенных кавказских и беловежских зубров не отмечалось. Как предполагает Калугин, подобное явление может быть связано с наличием у современных зубров крови бизона, которому свойственно образование крупных стад.

В группах зубров существует хорошо выраженное линейное доминирование типа peck-order, регулярно подтверждаемое животными во время столкновений.

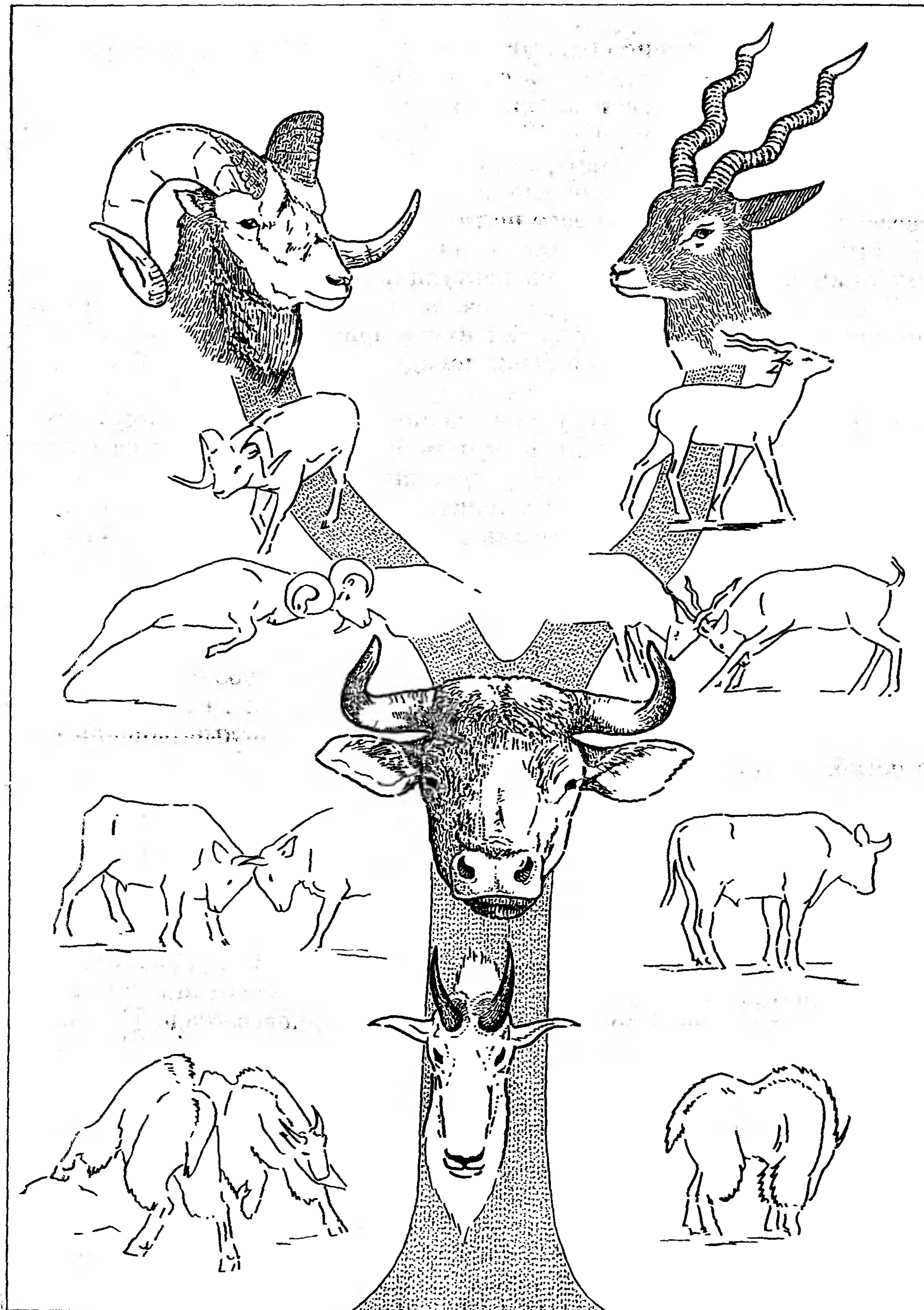
М. А. Дерягина [1972] отмечает у доминантов следующие реакции: 1) ритуализованная угроза рогами, корпус наклонен вперед, голова опущена, глаза выкачены, хвост отставлен горизонтально; 2) бодание различных участков тела подчиненного животного. У субдоминантов при взаимодействии с доминантами отмечена поза подчинения: голова повернута вбок и вниз, уши прижаты, хвост опущен. Преобладание пассивного избегания подчиненными животными столкновений с доминантами свидетельствует о том, что они помнят результаты предыдущих стычек и узнают доминантов.

Агрессивное поведение было более подробно изучено Лоттом [Lott, 1974] у бизонов. Полезно описать здесь кратко результаты исследований этого автора, поскольку многие из перечисляемых ниже реакций, вероятно, могут быть обнаружены и у зубров. У бизонов наблюдается два типа сражения. Первый — фронтальное сталкивание, причем животные могут сближаться как шагом, так и галопом, низко опустив голову к земле. Другой тип сражений бодание сбоку (животные отводят голову на 45 градусов, после чего, используя силу мускулов головы, шеи и отталкиваясь передними ногами, бодают противника).

Как полагают многие исследователи, адаптацией к первому типу сражений явилось разрастание костей черепа. Тяжелая, очень прочная голова помогает животному выдержать встречный удар. Приспособлением к боданию сбоку служит изогнутая форма рогов (позволяющая перехватить удар соперника), а также интенсивное развитие шерстного покрова на передней части туловища [McHugh, 1958; Schloeth, 1961; Geist, 1966]. Согласно гипотезе Гайста [Geist, 1966], эти два типа сражений и морфологических приспособлений к ним у быков лежат в основе двух типов сражений у Bovidae (трамбовщики — бараны, козлы и борцы — антилопы) и соответствующих двух линий эволюции рогов (рис. 218).

Лотт отмечает у бизонов также ряд угрожающих звуков, движений и поз, имеющих важное значение в качестве ритуальных форм установления иерархии. Среди них мычанье, храп, топанье передней ногой, приближение с угрожающе опущенной головой, угрожающее киванье головой (бизоны стоят мордой друг к другу, несколько отвернув головы в одну или разные стороны и время от времени пригибают головы к земле), стояние параллельно друг к другу (головы в одну или разные стороны) на расстоя-

Рис. 218. Эволюция рогов Bovidae [*из Geist, 1966*]



нии 3—7,5 м друг от друга, тело и голова вытянуты в одну линию, животные время от времени облизываются.

Доминирование определяется силой и весом животного, что в свою очередь связано с его возрастом. Однако для самцов это верно лишь в отношении животных не старше 13 лет. В зависимости от индивидуальных особенностей к 13—18 годам ранг самцов начинает снижаться. В частности, их устраняют от размножения более молодые зубры. Отмечено, что агрессивность животных играет не менее важное значение, чем их размер [Дерягина, 1972]. Столкновения учащаются в связи с голодом или у лакомой пищи, а также в тревожных ситуациях.

Ячевский [Jaczewski, 1958] отмечает, что в иерархических отношениях животных немалое значение может иметь привычка (подчиняться или доминировать). Повзрослевшие быки покидают стадо, уступая без сопротивления старому самцу.

Иерархия как механизм упорядочения конкуренции между животными проявляется в очередности поедания зубрами подкормки из кормушек [Карцов, 1903; Крайнова, 1947], уступании субдоминантами удобных мест отдыха (с выбитой почвой или в тени), тропы (подчиненное животное обходит доминанта по снежной целине, если последний стоит на тропе).

Особенно ярко иерархия проявляется в период гона, когда между самцами отмечаются ожесточенные, хотя и непродолжительные, бои [Калугин, 1968]. Более сильные самцы изгоняют из стада слабых (молодых или состарившихся). Интересен описанный Калугиным случай, когда четыре молодых 4—5-летних самца, выгнанных из стада поодиночке взрослым 10-летним самцом, объединились и все вместе напали на него. В результате ожесточенной схватки взрослый бык получил тяжелые ранения и вскоре погиб.

Все авторы отмечают, что одна из старых коров бывает вожаком группы. По данным Филатова, она лидирует во время перехода на другое пастбище или к водопою. Однако она не является постоянным сторожем. При опасности обратиться в бегство может любой из членов группы [Дерягина, 1972]. Чаще первыми обращаются в бегство молодые зубры, которых более взрослые и сильные оттесняют на периферию группы [Калугин, 1968].

Немногие авторы сообщают о самцах-вожаках в группах смешанного (по полу и возрасту) состава. Некоторые оговаривают при этом особые обстоятельства — необычно высокий процент быков в стаде [Усов, 1865], эпизодичность такой роли быка [Динник, 1910; Кулагин, 1919].

Пространственная структура

Известно, что аборигенные и современные кавказские зубры, обитавшие в Беловежской пуще в начале века и живущие там сейчас, придерживаются одного, обычно не слишком большого участка обитания [Динник, 1897; Карцов, 1903; Филатов, 1910; Калугин, 1968; Корочкина, 1973; Wroblewski, 1927]. Несколько выше подвижность зубров только в период гона. Особенности поведения зубров (привычка следовать друг за другом, ва-

ляться по земле, выбивать почву в местах отдыха, чесаться об одни и те же деревья, поедать кору деревьев и кустарников) в сочетании с большим весом животных приводят к заметному изменению участка, где они живут.

Постоянство путей перемещения стад приводит к набиванию троп. Зубры используют их из года в год. Тропы соединяют наиболее часто посещаемые ими места, а также участки, используемые в различные сезоны. Хорошо набитые тропы ведут к регулярно посещаемым солонцам. По описаниям Динника [1897], пространство одного из таких солонцов напоминало двор, на котором несколько суток изо дня в день стояли и ночевали быки. К солонцу шли со всех сторон такие тропы, как будто бы по ним проходила настоящая езда. В другой своей работе Динник [1914] пишет, что зубровые тропы к солонцам тянулись на протяжении многих верст.

Глубокие тропы в снегу, напоминавшие коридоры, наблюдал Филатов [1910]. Несомненно, это намного облегчало передвижение животных и отыскивание ими корма.

Как правило, в местах, где обитают зубры, много ручьев и речек, так что необходимость в специальных местах водопоя отсутствует. Однако в маловодных районах и в жаркое время зубровые стада иногда совершают специальные переходы к водопоям [Калугин, 1968].

Важнейшее значение для участка обитания зубров имеет лес. Лес служит зубрам местом пастьбы, а также имеет большое защитное значение. Филатов [1910] отмечал, что в лесу к зубрам очень трудно подойти незамеченным. Во время снегопадов, сильных ветров, зубры уходят под полог пихтового леса. После кормежки зубры ложатся или стоят под деревьями. Проводя здесь несколько часов, отмахиваясь от насекомых, переступая с ноги на ногу, животные постепенно вытаптывают так называемые стойла. Обычно стойло имеет удлиненную форму. Иногда оно довольно велико. Самое большое из отмеченных Шильдером зубровых стойл имело форму эллипса и было в длину около 23 шагов [Шильдер, 1901]. По мнению Филатова, стойло нужно отличать от логова зубров, т. е. мест, где они ложатся на отдых. Филатов отмечает, что при этом они не утаптывают специально выбранного места. Существенно, что стойла используются разными животными в течение нескольких лет. Выбитая, утрамбованная почва, очевидно, имеет существенное для животных значение в период активного нападения гнуса.

По наблюдениям Калугина, летом лежки чаще устраиваются в тени или в хорошо продуваемом ветром возвышенном месте. Зубры охотно ложатся у комлей вывороченных деревьев, под хвойными деревьями на местах, лишенных растительности, покрытых слоем хвои.

Для мест обитания зубров весьма характерно наличие так называемых точков, или каталок, где зубры валяются и укатывают при этом землю. Каталки обычно располагаются на склоне и лишены растительности, поскольку используются зубрами многократно и в течение нескольких лет. В отдельных случаях они достигают 200—300 кв. м [Калугин, 1968]. Зубр ложится на бок в верхней части каталки и сползает вниз, дергая ногами. Аналогичные места, где зубры валяются, известны в Беловежской пуще.

Отмечено, что зубры обычно катаются в сухой разрыхленной земле и песке и эти места посещают регулярно [Wroblewski, 1927].

Столь же характерны так называемые чесала, т. е. места, где зубры регулярно чешутся. Обычно это выступы каменных глыб или торчащие корни вывороченных деревьев, о которые зубры почесывают голову, бороду, предплечья. Чесала регулярно посещаются зубрами и имеют обтертый, лоснящийся вид, часто на них можно видеть клочья шерсти. Как отмечает Калугин [1968], при переходах по своему участку обитания зубры обычно посещают привычные и хорошо известные им каталки и чесала.

Дальность переходов зубров по участку обитания сравнительно невелика зимой (в глубокоснежный период) и летом. Однако весной, когда травяной покров редок и кормость угодий мала, зубры передвигаются быстро, осваивая значительную часть участка обитания. По наблюдениям Корочкиной [1972б], за 4 часа утреннего выпаса зубры проходят до 12 км, кормясь в известных им по прошлому опыту местах, двигаясь к ним наиболее короткими путями. В период гона много передвигаются в поисках самок взрослые самцы. По наблюдениям Филатова [1910], в начале сентября одно из стад зубров двое суток жило на небольшом участке около лесной поляны, однако до этого оно прошло не менее 6 км. В других наблюдениях Филатову приходилось проходить по следу 5—7 км, прежде чем он обнаруживал зверей.

Участок обитания зубров, т. е. площадь, на которой зубры живут по меньшей мере несколько суток, включает кормовые участки, стойла, логова, точки, чесала и тропы, их соединяющие. Солонцы и ведущие к ним тропы, по-видимому, нельзя включать в состав участка обитания. В Беловежской пуще на каждом из участков летнего обитания зубров имелось не менее двух искусственных водопоев [Корочкина, 1973]. Если не принимать во внимание сезоны, когда зубры особенно подвижны (весну и осень), то данные, сообщаемые разными авторами о размере участков обитания стад зубров, оказываются довольно близкими. По наблюдениям Корочкиной [1973], современные беловежские зубры летом занимают участки: 10—14 особей — 900 га, 7—9 животных — 600 га и 6—9 особей — 450 га. Современные кавказские зубры распределяются по летним пастбищам с плотностью 4—10 голов на 1000 га [Калугин, 1968]. Зимой, получая подкормку, стада в Беловежской пуще держались в пределах 500—600 га [Карцов, 1903]. В аналогичных условиях в Приокско-Террасном заповеднике зубры занимали район площадью в 500—1000 га [Заблоцкая, 1957].

Важно отметить, что границы участков обитания отдельных стад не охраняются животными и их не избегают соседи. Наоборот, соседние участки нередко перекрываются. Наблюдается примыкание молодых самок с молодняком к соседним группам и соответственно переход на участок обитания последних. В Кавказском заповеднике, где существуют значительные свободные, не заселенные зубром площади, одновременно с увеличением численности популяции идет ее расселение. Соответственно, как отмечает Калугин, все реже наблюдается объединение отдельных стад, пре-

бывание их на одном участке. Тем не менее при скоплении зубров у солонцов, а также во время случайных встреч на местах летней и особенно зимней пастьбы (при сокращении площади пастбищ в результате выпадения глубокого снега) во взаимоотношениях животных, принадлежащих к разным стадам, не наблюдается агрессивности.

В течение одного пастбищного сезона участок обитания зубров обычно остается неизменным. Однако на Кавказе, во времена интенсивного преследования зубров человеком, отмечалось существование у каждой группы зубров нескольких известных им участков. Животные, подвергшиеся нападению человека, нередко предпринимали дальний переход на другой участок [Филатов, 1910].

Уже первые исследователи аборигенного кавказского зубра отмечали, что его распространение изменяется по сезонам. Осенью зубры спускаются в более низкие части долин, а весной поднимаются вверх, выходя на края альпийских лугов. Эта точка зрения Динника [1910] была подтверждена Филатовым [1912]. Однако Филатов указывал, что не все зубры покидают осенью летние местообитания, часть из них остается зимовать сравнительно высоко в горах. Филатов указывал, что кочевки зубров не нужно представлять себе так, будто вся масса животных переселяется из одного места в другое, образуя особые районы зимнего и летнего пребывания. По мнению этого автора, район обитания зубров остается тот же, лишь меняется плотность населения животных в различных его пунктах.

В начале XX в. главная масса стад зимовала в долинах рек Молчепы, Безыменки, Холодной, Киши, Шиши, Мастакан, Умпыря, Мертвой балки, Ачипсты. Из долин, где зубры проводили зиму, они по мере таяния снега поднимались на субальпийские и отчасти альпийские пастбища хребтов в бассейнах рек Белой, Малой Лабы и их притоков.

Направление сезонных перекочевок зубров было связано с поисками наиболее благоприятных в различные сезоны условий. Так, хотя осенние перекочевки из верхнего пояса в нижний в общем шли в северном направлении (вниз по долинам), в бассейне р. Уруштен часть зубров направлялась на зимовку на восток, в долины Ачипсты и Умпыря. Часть зубров зимовала на южном склоне главного хребта [Радде, 1899].

Летние пастбища привлекали зубров богатой растительностью субальпийских лугов, прохладой, отсутствием мошек, слепней. Животные держались здесь преимущественно по верхней границе леса, выходя перед закатом и после восхода солнца на обширные луга, а на день и на ночь укрываясь от жары и от ночных ветров в ближайшем лесу. С появлением на субальпийских лугах стад домашних животных зубры оттеснялись в хвойные леса, где они использовали лесные поляны.

Зимние пастбища зубров характеризовались малым количеством или полным отсутствием снега и доступностью корма. Животные предпочитали пастись на участке, где снег был не выше 20—30 см. Здесь не было непроходимых из-за глубокого снега балок, и животные при тревоге или в поисках корма могли легко передвигаться с одного участка на другой.

Среди причин миграций отмечаются: изменение состава, качества (огрубление и засыхание зеленой растительности) и обилия кормов; изменение снежного покрова; неблагоприятная погода (переход на подветренные склоны, под полог леса); повышение температуры (летом) и гнус. Особенно тесна связь миграций зубров с движением снежной линии, а также подъемом летом на обдуваемые ветром места.

Сейчас в Кавказском заповеднике зубры полностью покидают зимой лишь открытые пространства глубокоснежного высокогорья. Отдельные стада зимуют по лесистым склонам на высоте до 1500 м над уровнем моря. Весенняя откочевка зубров в высокогорье обусловливается повышением температуры и появлением кровососущих насекомых [Калугин, 1968].

Начало кочевок определяется не столько традициями, сколько непосредственным воздействием внешних факторов. Известно, что осенью отдельные стада аборигенных кавказских зубров подолгу задерживались на летних пастбищах и уходили с них только с образованием высокого снежного покрова [Насимович, 1961]. Виноградов, Филатов и другие зоологи приводят многочисленные примеры откочевок зубров под влиянием хозяйственной деятельности человека, выпаса стад домашних животных, вырубки леса и так далее.

В начале XX в. размах кочевок зубров достигал 10—30 км, а в конце XIX в., возможно, был еще больше [Насимович, 1961]. У современных зубров Кавказского заповедника вертикальные пределы сезонных кочевок — 400—3000 м над уровнем моря [Калугин, 1968]. В Беловежской пуще зубрам были свойственны лишь небольшие перекочевки, при которых животные переходили из одних стаций в другие.

Интересны наблюдения Филатова о выборе зубрами путей миграции. Весной они обычно поднимались вверх по той долине, в которой зимовали, а если в ее верховьях имелись скалистые, труднопроходимые места, они переходили через водораздел в соседнюю долину и уже по ней поднимались к верховьям. Существовали определенные пути для осенних и весенних переходов, которых зубры придерживались из года в год до тех пор, пока какая-либо помеха (чаще всего хозяйственное освоение людьми гор) не заставляла их искать новые места обитания.

В местах многолетнего обитания зубров на путях сезонных кочевок возникают набитые тропы, ведущие к бродам через горные реки, переходам через хребты и ущелья.

Интересна проблема нерегулярных кочевок зубров, на которые указывают Торнау [1864] и Радде [1899], считавшие их характерной особенностью этих животных. Известен факт добычи одного животного вблизи Сухуми, не менее чем в 100 км от ближайших мест обитания [Pfizenmayer, 1929]. Уход зубров на расстояние 70—180 км от границ Беловежской пущи описан Корочкиной [1973].

По-видимому, мнение, что подобные переходы зубры предпринимают из-за преследования человеком, не вполне верно. Основываясь на современных наблюдениях Калугина и Корочкиной, можно утверждать, что от-

кочевки молодых самцов закономерны. Это способ освоения популяцией зубров новых местообитаний. По наблюдениям Калугина, самцы выступают в роли как бы разведчиков новых мест. Вначале отмечаются лишь отдельные выходы за пределы освоенного животными пастбищного массива. Потом происходит его расширение во все стороны. Это позволяет животным менять худшие места обитания на лучшие. Расселение, по наблюдениям Калугина, идет прежде всего по пологим долинам рек, некрутым склонам и открытым субальпийским и альпийским лугам, вдоль верхней границы леса. По наблюдениям Корочкиной [1973], самцы через несколько месяцев после ухода на новые места обычно возвращаются назад, однако в некоторых случаях зимуют на новом месте и возвращаются лишь через год. Такими разведчиками могут выступать как молодые, так и взрослые самцы. Непосредственной причиной ухода самцов, по-видимому, является вытеснение их из группы самцами-доминантами. Однако в период резкого уменьшения численности аборигенных зубров на Кавказе широкие нерегулярные кочевки самцов могли объясняться также и поиском самок в период гона [Насимович, 1961].

В Беловежской пуще, по-видимому, большое значение в возникновении нерегулярных миграций имеет ухудшение естественной кормовой базы в связи с высокой численностью копытных — потребителей древесно-веточного корма.

Для зубров весьма характерна привязанность к знакомым местообитаниям. Несомненно, оседлость зубров определяется не столько тем, что условия жизни на используемом ими участке удовлетворительны, сколько особенностями поведения. Как отмечает Калугин, зубры часто придерживаются малокормного, но знакомого участка, предпринимая малоактивные попытки найти более подходящий.

В зоопарках зубры довольно легко мирятся с тесным загоном, запоминают служителей, но крайне трудно переносят перегон в другое помещение, вновь становясь возбужденными и агрессивными, не узнавая знакомых людей. Известна большая привязанность зубров в своему загону, стойлу. Животные, пойманные на воле и перевезенные в зоопарк в специальной клетке, подолгу сохраняли привязанность к ней [Усов, 1865].

Подобный пространственный консерватизм явился немалой помехой при расселении зубров в Кавказском заповеднике. Как сообщает Калугин, зубры после перегона их на новые пастбища неоднократно делали попытки возвратиться обратно. Две взрослые зубрицы ушли на старое место обитания на второй, а одна даже на третий год. Характерно, что время возврата совпадало с периодом наибольшего возбуждения животных. Это происходило весной перед отелом или осенью во время течки.

Опыт перегонов зубров в период их реакклиматизации на Кавказе и в Беловежской пуще показал, что животные хорошо запоминают пройденный путь и способны найти его, возвращаясь обратно на знакомые места. В тех случаях, когда зубры не строго придерживались пройденного ранее пути, они были способны выбрать правильное направление движения [Калугин, 1968; Корочкина, 1973].

История восстановления зубра в заповедниках раскрывает особенности освоения этими животными новых районов. В Кавказском заповеднике в первые годы после выпуска зубров из загонов они регулярно возвращались обратно. Сказывались неблагоприятные пастбищные условия (зубровый питомник окружали пихтовые леса) и привычка к подкормке. С 1949 по 1955 г. зубров принудительно отгоняли на высокогорные пастбища, а также на лесные поляны нижней части гор. Этим было положено начало знакомству зубров с окружающей территорией, и в дальнейшем они уже самостоятельно, одновременно с ростом численности популяции, расселялись по заповеднику. За 15 лет (1950—1965 гг.) они увеличили район обитания в 15 раз.

Как отмечает Калугин, зубры расселялись сначала по более благоприятным стациям: по пологим долинам рек, некрутым склонам гор и вдоль верхней границы леса по субальпийским и альпийским лугам. Менее удобные стации осваивались позднее. Инициаторами освоения обычно выступали одиночные взрослые самцы. Сначала отмечались лишь отдельные выходы животных за пределы уже освоенного района, потом новые места стали привычными. По мере освоения территории заповедника менялись места концентрации зубров. Они нашли более благоприятные участки (малоснежные, богатые кормом) и стали реже посещать ранее излюбленные.

Интересна история освоения реакклиматизированными зубрами заповедного участка Архыз на Кавказе. По словам егеря-зубровода А. Ш. Батчанова (устное сообщение), привезенные в Архыз зубры после выпуска из клеток сразу направились вверх по склону и, оказавшись у границы леса, оставались здесь вплоть до выпадения снега (зубры были привезены осенью). Зимовали они, спустившись в лес, но оставались в том же урочище заповедника. Весной животные начали интенсивные кочевки, в течение лета побывали во всех уголках заповедной территории. К осени они стали держаться в долине р. Кизгыч, где и находятся все последующие 10 лет. По сообщению Батчанова, именно эти места являлись излюбленными у аборигенных зубров, живших в Архызе в XIX в.

Подводя итоги обзора, можно сделать несколько важных заключений.

1. Экологическая ниша зубров — опушки широколиственных лесов. В болотистых и темнохвойных лесах зубры оказываются вынужденно. Использование открытых пространств (степи, альпийские луга) зубрам также несвойственно.
2. Основу питания зубров составляют побеги и кора деревьев и кустарников, лесная травянистая растительность. Недостаток древесных кормов неблагоприятно сказывается на благосостоянии популяции зубров.
3. Гомеостаз популяций зубров весьма действен, вполне обеспечивает ограничение численности животных или ее быстрое восстановление. Поэтому переуплотнение популяции зубров невозможно, и они в общем не представляют опасности для лесных биогеоценозов (хотя отдельные виды деревьев и кустарников могут угнетаться). Расчетливо

спланированный промысел зубров может привести к интенсификации механизмов, восстанавливающих численность популяции.

4. Поведение зубров обеспечивает быстрое освоение ими новых местообитаний и приспособление к новым условиям. Это обеспечивает успешность и относительную легкость их реакклиматизации и расселения. Наконец, как видели, экология зубров хорошо изучена, но сведения по поведению зубров поразительно неточны, до сих пор наблюдения за поведением велись попутно с изучением экологии. Практически эта сторона жизни зубров еще ждет своих исследователей.

Литература

Александров В. Н. К изучению естественного питания зубров в Кавказском заповеднике.— Тр. Кавказ. гос. запов., 1958, вып. 4.

Виноградов А. Ф. Зубр Северо-Западного Кавказа.— Тр. Второго съезда русских естествоиспытателей. М., 1870.

Дерягина М. А. Внутристадные взаимоотношения у зубров, бизонов и их гибридов.— Зоол. журн., 1972, 51, вып. 3.

Динник Н. Я. Кубанская область в верховьях г. Уруштена и Белой.— Зап. Кавказ. отд-ния Рус. геогр. о-ва, Тифлис, 1897, кн. 19.

Динник Н. Я. Звери Кавказа. Тифлис, 1910, ч. 1.

Заблоцкая Л. В. Питание и естественные корма зубров.— Тр. Приокско-Террасного зап., 1957, 1.

Заблоцкий М. А. Некоторые биологические особенности зубра и их изменение в условиях загонного содержания.— Тр. Приокско-Террасного гос. зап., 1957, т. 1.

Калугин С. Г. Восстановление зубра на северо-западном Кавказе.— Тр. Кавказ. гос. зап., 1968, вып. 10.

Карцов Г. П. Беловежская пуща. СПб., 1903.

Корочкина Л. Н. Древесная растительность в питании зубров Беловежской пущи.— В кн.: Беловежская пуща: Исследования. Минск: Урожай, 1969, вып. 3.

Корочкина Л. Н. Показатели размножения зубров в Беловежской пуще.— Там же, 1971, вып. 4.

Корочкина Л. Н. Травянистая растительность в питании зубров Беловежской пущи.— Там же, 1972а, вып. 6.

Корочкина Л. Н. Суточный ритм активности зубров Беловежской пущи.— Там же, 1972б, вып. 6.

Корочкина Л. Н. Район обитания и стациальное размещение зубров в Беловежской пуще.— Там же, 1973, вып. 7.

Крайнова Л. В. Восстановление зубра на Кавказе.— В кн.: 20 лет Кавказского заповедника. М., 1947.

Крайнова Л. В. Питание зубров Кавказского государственного заповедника.— Бюл. МОИП. Отд-ние биол., 1951, 56, вып. 6.

Кулагин Н. М. Зубры Беловежской пущи. М., 1919.

Наниев В. И. Кавказский зубр — домбай.— Учен. зап. Северо-Осетинск. гос. пед. ин-та, 1956, вып. 20.

Насимович А. А. Зима в жизни копытных Западного Кавказа.— В кн.: Вопросы экологии и биоценоз, 1939, вып. 7.

Насимович А. А. Зубр.— В кн.: Гептнер В. Г., Насимович А. А., Банников А. Г. Млекопитающие Советского Союза. М., 1961, т. 1.

Радде Г. И. Коллекции Кавказского музея. Тифлис, 1899, т. 1. Зоология.

Саблина Т. Б. Эволюция пищеварительной системы оленей. М.: Наука, 1970.

Сатунин К. А. Кавказский зубр.— Естествознание и география, 1898, № 2.

Северцов С. А. Видовые константы размножения беловежского зубра и динамика населения этого вида.— Тр. Ин-та эволюц. морфол. им. А. Н. Северцова, 1940, 3, вып. 1.

Слудский А. А. Джуты в евразийских степях и пустынях.— Тр. Ин-та зоологии АН КазССР, 1963, 20.

Соколов В. Е. Кожный покров млекопитающих. М.: Наука, 1972.
Соколов И. И. Копытные звери (отряды Perissodactyla и Artiodactyla).— В кн.: Фауна СССР. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1959, т. 1, вып. 3.
Торнау. Воспоминания кавказского офицера.— Русский вестник, октябрь, 1864.
Усов С. А. Зубр. Записки Русского общества акклиматизации. М., 1865.
Филатов Д. Летняя и зимняя поездка в Северо-Западный Кавказ в 1909 г. для ознакомления с кавказским зубром.— Ежегодн. Зоол. музея академии наук, 1910, 15, № 4.
Филатов Д. О кавказском зубре.— Зап. имп. Академии наук. Отд-ние физ.-мат., 1912. Сер. 7, 30, № 8.
Шильдер В. А. Кубанская охота великого князя Сергея Михайловича в 1898 г.— Природа и охота, 1901, май.
Dodge R. J. Plans of the great West and their inhabitants. N. Y.: Archer. House, 1959.
Geist V. The evolution of horn-like organs.— Behaviour, 1966, N 27.
Lott D. F. Sexual and aggressive behaviour of American bison Bison bison.— IUCN Publ., N. S., 1974, N 24.
Jaczewski Z. Reproduction of European bison, Bison bonasus L. in reserves.— Acta theriol., 1958, 1, N 9.
McHugh I. Social behaviour of the American Buffalo (Bison bison).— Zoologica (USA), 1958, 43, N 1.
Pfizenmayer E. W. Biologische und morphologische Notizen über den Kaukasuswisent.— Abh. math.-naturwiss. Abt. Bayer. Akad. Wiss. München, 1929.
Schaller G. B. The deer and the tiger. Chicago: Chicago Univ. Press, 1967.
Schloeth R. Das Sozialleben des Camarguerindes. Qualitätive und quantitätive Untersuchungen über die sozialen Bezeihungen — ist Besondre die soziale Rangordnung.— des halfwilden französischen Kampfrindes.— Z. Tierpsychol., 1961, N 18.
Seton E. T. Game animals of North America. N. Y., 1927, vol. 3.
Soper J. D. History, range and home life of the Northern bison.— Ecol. Monogr., 1941, 11, N 4.
Wroblewski K. Zubr. Puszczy Bialowieskiey. Poznan, 1927.

Глава вторая

Гельминтофауна зубра и пути ее формирования

Одним из существенных факторов, влияющих на численность и состояние популяций зубров, являются заболевания, вызываемые гельминтами, которые в отдельных случаях вызывают гибель животных. Заблоцкий [1960] наблюдал случай гибели зубра от ценуроза мозга, Корочкина [1958] — от фасциолеза, а Татарников и Дякун [1969] — от дикроцелиоза и диктиокаулеза. Значительно чаще воздействие гельминтов на популяцию хозяев имеет косвенный характер. При этом наблюдается снижение резистентности животных, вследствие чего они становятся легко восприимчивыми к различным заболеваниям инфекционного характера. Кроме того, у зараженных животных ухудшаются товарные качества, снижается плодовитость, а народившийся молодняк также имеет пониженную резистентность к заболеваниям инфекционного и простудного характера.

Материалы о частоте встречаемости гельминтов у зубра по заповедникам СССР представлены в табл. 35. В нее не включены гельминты, не определенные до рода, паразиты Multiceps multiceps larvae, найденные Заблоцким [1951] в мозгу у 1 зубра и данные Калугина [1919] по гельминтам зубров Беловежской пущи, поскольку эти сведения относятся к популяции животных, полностью вымершей еще в 1919 г.

Заслуживает внимания различная степень зараженности зубров беловежского стада, исследованных в 1959 г. (данные Беляевой [1959]) и в 1965 г. (данные Назаровой [1965]). В Беловежскую пущу эти животные были завезены из Польши, где они имели 20 видов гельминтов [Drozdz, 1961]. При вселении зубров на новую территорию у них было обнаружено только 7 видов паразитических червей [Беляева, 1959]. При исследовании зубров в 1965 г. [Назарова, 1965] у них было зарегистрировано уже 17 видов паразитических червей. Увеличению гельминтофауны в качественном и количественном отношении по сравнению с 1959 г. способствовало увеличение плотности популяции зверя и контакт с домашними копытными. В итоге гельминтофауна зубров Беловежского стада имела 14 видов, общих с животными, завезенными из Польши, 6 видов исчезли и 3 вида вновь приобретены.

Видовой состав гельминтов всех исследованных популяций зубра имеет много общих элементов. Это объясняется тесным контактом интродуцированных животных с домашними копытными.

Однако определенные различия в гельминтофауне зубров различных заповедников имеются: наблюдается обеднение или, наоборот, обогащение видового состава их гельминтов в сравнении с исходной фауной в момент заселения. Это зависит от геобиоценотических особенностей заселяемого зубрами района. Особенно быстро интродуцируемые животные реагируют на паразитирование у них биогельминтов. При отсутствии в новом районе

Таблица 35. Гельминты зубров СССР

Вид гельминтов	Польша (вскрыто 25)	Беловежская пуща: Беляева, [1959] (вскрыто 4)	Беловежская пуща: Назарова, [1965] (вскрыто 7)	Приокско-Террасный заповедник; Назарова, [1965] (вскрыто 4)	Мордовский заповедник; Матевося, [1964] (вскрыто 4)	Хоперский заповедник; Черткова, Косупко [1967] (вскрыто 5)	Кавказский заповедник; наши данные (вскрыто 2)
Fasciola hepatica				7, 9, 59			
Facsiola gigantica							3, 5
Dicrocoelium lanceatum	+		+	350, 707, 1961	2,44	56, 74, 77, 98	
Liorchis scotilae	+			3		6, 29, 107, 153, 791	21, 223
Moniezia benedeni				6, 15	1, 1, 1	У 2	2, 3
Neoascaris vitulorum							
Chabertia ovina							
Oesophagostomum venulosum					4	В ср. 14	
O. radiatum	+	40	+	2	У 4; 1–5		
Bunostomum trībonocephalum	+		+	4			
B. phlebotomum					1	У 2	6
Trichostrongylus axei	+	2	+			У 2	
Ostertagia ostertagi	+		+	629, 816, 988	6	4, 86, 180, 358, 1015	11, 37
O. bacuriani				1106		У 1	
O. circumcincta						У 3	
O. lyrata	+			1, 1, 3			
O. orloffi						У 1	
O. trifurcata						У 1	
Spiculopteragia spiculopteragia							
Cooperia mcmasteri	+		+	3		У 5; 3–25	448, 22
C. oncophora	+	58	+	251, 419, 982, 3205	У 1		
C. punctata			+		У 2		
C. zurnobata			+				
Haemonchus contortus	+	У 3;		68, 120,	У 4; 2–295	2, 3, 4	1360, 1900
H. placei		6–358	+	622, 3726	39	26, 44, 63, 67, 75	32
Nematodirus helvetianus	+	64, 129	+	5, 36, 527	У 3; 2–276	У 3	
Dictiacaulus viviparus	+	7	+			2, 2, 2, 2	
Thelazia gulosa	+		+		1	У 3	

Таблица 35. (окончание)

Вид гельминтов	Польша (вскрыто 25)	Беловежская пуща		Приокско-Террасный заповедник; Назарова, [1965] (вскрыто 4)	Мордовский заповедник; Матевося, [1964] (вскрыто 4)	Коперский заповедник; Черткова, Косупко [1067] (вскрыто 5)	Кавказский заповедник; наши данные (вскрыто 2)
		Беляева, [1959] (вскрыто 4)	Назарова, [1965] (вскрыто 7)				
T. rhodesi.							
T. skrjabini	+					3, 5, 10, 47	
Gongylonema pulchrum	+				Y 4, 4–46	Y 2	
Staria labiata-papillosa		32	+	1, 2			
Trichocephalus ovis			+	12, 46			
T. skrjabini				5			
T. globulosa			+				
Capillaria bovis				57			
C. bilobata	+			286		1, 5, 10, 25	
Nematodirella longissimespilata				180			

подходящих промежуточных хозяев гельминтов, ввезенных сюда акклиматизируемыми животными, они быстро исчезают. Так, в Приокско-Террасном заповеднике зубры получили 7 видов гельминтов (при очень низкой экстенсивности) и 6 — потеряли. Значительные изменения в видовом составе гельминтов зубра произошли при реакклиматизации его в Хоперском заповеднике, где у них было найдено 24 вида паразитических червей. (Из них 11 видов общие, 13 — вновь приобретены и 6 видов потеряны при интродукции.)

Очень слабая зараженность гельминтами была отмечена у зубров Мордовского заповедника [Матевосян, 1964]. Всего у них было зарегистрировано 10 видов паразитических червей, из которых 3 вида можно считать частными паразитами: L. scotilae, H. contortus, D. viviparus. На этой территории акклиматизированные зубры получили 5 видов гельминтов, потеряли — 9.

По фауне гельминтов зубров Кавказского заповедника имеются немногочисленные сведения. Здесь Рухлядев [1964] обнаружил два вида (P. gigantica, N. vitulorum), ранее у зубров не регистрировавшихся.

Таким образом, приведенные данные свидетельствуют о большом видовом разнообразии гельминтов зубров, состав которых в различных частях ареала неоднороден.

Анализ гельминтофауны зубров показывает, что эти животные лишены специфичных для них видов гельминтов, что, возможно, является следствием резкого сокращения плотности их популяции. У них зарегистрированы виды, заимствованные главным образом от Bovidae и частично от Cervidae, обитающих в тех же биотопах, что и зубры. При акклиматиза-

ции зубров в новых фаунистических комплексах они наравне с другими членами биоценоза начинают участвовать в циркуляции местных видов гельминтов. Наибольшее значение в формировании гельминтофауны зубра, несомненно, имеет крупный рогатый скот, который в местах выпаса создает высокую концентрацию инвазионных элементов, обеспечивающих интенсивное заражение обоих видов хозяев гельминтами.

Несмотря на то, что почти во всех местах выпуска зубра в большом количестве обитает лось, благородный олень и другие виды оленей, у зубра чрезвычайно редко встречаются гельминты, специфичные для указанных цервид (Parafasciolopsis fasciolomorpha, нематоды родов Elaphostrongylus, Spiculopteragia, Capreocaulus и др.), так как зубр в местах выпуска занимает свойственные ему экологические ниши и мало контактирует с оленями. Таким образом, во вновь осваиваемых районах зубр и олени в гельминтологическом отношении друг для друга являются практически безопасными.

Итак, при акклиматизации зубров следует обязательно соблюдать следующие меры, предупреждающие заражение их гельминтами.

1. Территория, предназначенная для выпуска животных, должна получить всестороннюю гельминтологическую оценку (рельеф, растительность, «кормность» угодий, водопои, солонцы, видовой состав беспозвоночных — промежуточных хозяев гельминтов; видовой состав диких и домашних животных, численность и зараженность их гельминтами).
2. Все акклиматизируемые животные перед выпуском на новую территорию должны подвергнуться обязательному гельминтологическому обследованию и дегельминтизации.
3. Необходимо регламентировать выпас крупного рогатого скота в местах обитания зубра.
4. При проведении биотехнических мероприятий (подкормка, сооружение солонцов, водоемов и т. д.) следует отвлекать животных от мест, опасных в гельминтологическом отношении.
5. Ветеринарным работникам надо систематически проводить копрологические (ово- и лярвоскопия) исследования животных на гельминтозы и в случае необходимости проводить дегельминтизацию.

Литература

Беляева М. Я. К познанию гельминтофауны зубра.— В кн.: Работы по гельминтологии к 80-летию акад. К. И. Скрябина. М.: Изд-во АН СССР, 1959.

Гагарин В. Г., Назарова Н. С. Формирование гельминтофауны зубра в связи с его расселением по Советскому Союзу.— В кн.: Гельминты животных Киргизии и сопредельных территорий. Фрунзе: Илим, 1966.

Заблоцкий М. А. Восстановление зубров в СССР и за границей.— Бюл. Комиссии по охране природы АН СССР, 1960, № 4.

Корочкин Л. И. Беловежский зубр.— Тр. Заповед.-охотн. хоз-ва Беловежской пущи, 1958, вып. 1.

Кулагин Н. И. Зубры Беловежской пущи. М., 1919.

Матевосян Е. М. Гельминты зубро-бизонов Мордовского заповедника.— Тр. Морд. гос. зап. им. П. Г. Смидовича, 1964, вып. 2.

Назарова Н. С. Гельминты Приокско-Террасного заповедника.— В кн.: Сборник Заповедно-охотничьего хозяйства: Рефераты, 1965, вып. 2.

Назарова Н. С. Заражение гельминтами зубров Приокско-Террасного заповедника.— Материалы к научной конференции ВОГ. М., 1966, ч. V.

Назарова Н. С. Влияние акклиматизации и доместикации на распространение гельминтозов.— В кн.: Проблемы общей и прикладной гельминтологии. М.: Наука, 1973.

Рухлядев Д. П. Гельминтофауна диких парнокопытных животных Крыма и Кавказа в эколого-географическом освещении. Саратов, 1964.

Татарников К. А., Дякун Ф. А. Реакклиматизация зубров в лесах Волынской области.— Зоол. журн., 1969, 98, вып. 4.

Черткова А. Н., Косупко Г. А. Гельминты зубров Хоперского заповедника и анализ некоторых литературных данных о специфичности видов гемонхусов крупного рогатого скота и овец.— Работы по гельминтологии сельскохозяйственных животных, 1967, 13.

Drozdz J. A study on gelminths and helminthiases in bison, Bison bonasus (L) in Poland.— Acta parasitol. pol., 1961, 9, Fasc. 7.

Wroblewski K. Zubr. Puszczy Bialowieskiey. Poznan, 1927.

Глава третья

Распространение зубра на территории Советского Союза в XI—XX вв.

О прошлом распространении зубра в степной зоне и лесостепи известно гораздо меньше, чем о распространении его в лесной зоне и на Кавказе. Поэтому следует собрать воедино все сведения, которые удалось обнаружить в различных исторических источниках, касающихся распространения зубра во втором тысячелетии нашей эры в степной зоне и лесостепи.

В русских письменных источниках, относящихся к X — началу XIII вв., о зубрах не упоминается. Однако из византийских источников известно, что Андроник Комнен во время пребывания его у князя Ярослава Осмомысла в 1164 г. охотился на зубров (Галицкая земля включала в себя не только лесное, но и лесостепное Прикарпатье).

При археологических раскопках, произведенных в лесостепи, в слоях, отнесенных к X — началу XIII в., кости зубров были обнаружены в городищах Воинь (в устье Сулы), Половецком и Титчихинском [Цалкин, 1963; Тимченко, 1972]. В каждом из этих городищ были обнаружены кости только от одного зубра.

Крайне мало сведений и о распространении зубра в лесостепи и степной зоне и в период от монголо-татарского нашествия до конца XV в. Известно лишь, что на пиры, устроенные по случаю съезда князей в Луцке в 1431 г., каждый день, кроме быков, яловиц и овец, доставляли еще по 60 зубров и по стольку же лосей и кабанов (Хроника Быховца [1966]). Луцк лежит на границе между лесостепью и степной зоной. Поэтому можно предположить, что зубры, доставлявшиеся на эти пиры, добывались как в Полесье, так и в лесостепи.

В источниках XVI в. довольно много сведений о распространении зубра в украинской лесостепи и в прилегавших к ней степных землях. Один из таких источников — грамота Ивана Грозного, пожалованная в 1552 г. Новгород-Северскому монастырю [44]. Среди того, что жаловалось, упоминались и «плавли воловие». «Плавями», или «плавлями», называлась охота на копытных животных во время их сезонных перекочевок через реки. В вотчинах этого монастыря воловьи плави находились на Десне. Дикими волами в этой грамоте названы зубры. Такое толкование слова «волы» подтверждается другими источниками того же XVI в. Слова «bison», «bos silvestris» и зубр были в литературных источниках XVI и XVII вв. синонимами. «Bisons sivezubr»,— писал, например, Кромер [Cromer, 1901].

В середине XVI в. зубры были настолько обычны и в Киевском воеводстве, что воевода Ольшанский в 1543 г. писал своему брату (киевскому наместнику), чтобы стрельцы били зубров и солили их мясо. Зубровая

[44] ЦГАДА, ф. 124. Малороссийские дела, копия (без номера).

солонина ценилась очень высоко, и ее из Киевского воеводства отсылали даже в Литву [Jabłonowski, 1897] (большая часть Киевского воеводства находилась в лесостепи, и лишь северная окраина его была расположена в лесной зоне). Обилие зубров в этом воеводстве подтвердил и М. Литвин, сочинение которого было написано в 1550 г. В списке зверей, населявших леса и степи Киевского воеводства, Литвин на первом месте поместил bisontes, т. е. зубров [Литвин, 1854].

Еще более изобиловала зубрами Подолия. В 1550 г. на заседании польского сейма Претвич, начальник Барского пограничного староства, докладывал о своей борьбе с татарами. В речи он упомянул о том, что стада диких коней, зубров и оленей мешали сторожевой службе: их стада затаптывали следы татарских конников, пробравшихся через границу [Pretwicz, 1866]. Двумя годами позже, в 1552 г., люстраторы Брацлавского замка отметили, что на государственных землях Брацлавщины было множество «зубров, оленей и иншого зверу» [Архив Юго-Западной России, ч. VII, т. 1, 1886].

Вести Кромера о зубрах в Подолии были сходны с тем, что сообщали о них Претвич и люстраторы Брацлавского замка. По словам Кромера, зубры ходили стадами, на них охотились верхом на конях. Всадники, вооруженные копьями, старались отделить от стада одного из зубров. Как только это удавалось, один из охотников метал в зубра копье. Разъяренный зверь бросался его преследовать, не обращая внимания на других охотников, и погибал, пораженный их копьями [Cromeri, 1901].

В XVI в. зубры населяли и причерноморские степи, лежавшие к юго-востоку от Подолии. В 1578 г. в Крыму побывал польский посланник Мартин Броневский. В его труде, впервые опубликованном в 1595 г. и называвшемся «Russia seu Moscovia itemque Tartaria», он описал природу Крымского ханства и жизнь татар. Отдельный раздел в этом сочинении он уделил описанию савранских и очаковских степей. Перечисляя водившихся там зверей, он на первом месте поместил «bisontes», т. е. зубров.

В XVII столетии зубры еще оставались в лесостепи и в степной зоне. Однако в исторических источниках этого века уже не упоминается ни о множестве и изобилии этих зверей, ни о плавях их через реки. Все же, по сообщению Боплана, зубры,— он называл их буйволами,— незадолго до восстания Богдана Хмельницкого встречались в лесостепной Украине близ границы с Московским государством (граница проходила тогда близ Глухова, Путивля, Недригайлова, Гадяча, Полтавы и в верховьях Орели и Самары).

В последние два десятилетия XVII в. из левобережной Украины в подарок царскому двору посылали копытных. В 1696 г. кроме лосей, кабанов и оленей был послан один зубр [Письмо гетмана Мазепы, 1848]. Письмо, сопровождавшее посылку, было написано в Лохвице. Поэтому можно предположить, что зубр был добыт в лесостепи, а не в левобережном украинском Полесье.

В 60 и 70-х годах XVII в. из Москвы посылались царские указы белгородскому воеводе, в которых требовалось ловить живьем и присылать к

царскому двору разных зверей, в том числе и зубров. Воевода рассылал затем такие же требования в приказные избы своего воеводства — Курскую, Острогожскую и др.

Сведений о том, что зубров посылали в Москву, в актах Белгородского стола не обнаружено. Однако в одной из книг Денежного стола Разрядного приказа упоминается о том, что в 1627 г. один из жителей Курского уезда «явил пять юхтей изубрин молодых» [Котков, 1970]. Вероятно, молодые зубры были добыты в пределах Курского или соседнего с ним уезда.

В этом столетии зубры обитали и к югу от курско-белгородской лесостепи, в степной зоне. Доказательством этого служит челобитная казачьего атамана Сафонова. В ней сказано, что отряд казаков направлялся из Азова в Валуйки. Когда они перешли Северский Донец и заночевали, татары угнали ночью 12 лошадей с сумами, в которых были съестные припасы.

Переправа через Северский Донец на пути из Азова в Валуйки была, вероятно, между устьями рек Красной и Айдара. Опешившие казаки шли дальше по ночам «крепкими месты и бояраками», терпя голод и стужу. На этом пути казаки убили зубра. Хотя была масленица и мясо и по церковным правилам есть было грешно, казаки все же «з голоду мясо ели» [Донские дела, 1906].

В том же столетии зубры, видимо, были нередки в лесостепном и степном Подонье. Так, в русском дополнении к неизданному списку Космографии Меркатора, составленном в конце XVII в., сообщалось, что «в Московской же области круг реки Дона и иных рек в той же стороне по лесам и в степи буйволов и вепрей и иных диких зверей бесчисленно множество» [Арсеньев, 1911]. Буйволами, конечно, были названы зубры. Утверждение же о их бесчисленном множестве было несомненным преувеличением.

Более определенно о пребывании зубров на земле донских казаков рассказал в 1668 г. атаман Фрол Минаев. Казачьи земли занимали в то время обширную территорию. В нее входили земли по Северскому Донцу вниз от устья р. Оскола, а также земли по Дону от Павловска до Черкасска и по нижнему течению Хопра и Медведицы. Бо́льшая часть этих земель находилась в степной зоне.

Фрол Минаев подал челобитную о том, чтобы с торговых людей и с казаков не брали пошлин за товары, привозившиеся на Дон или вывозившиеся оттуда. При расспросе он сообщил, какие именно товары вывозились с Дона. Ими были соль, рыба свежая, соленая и вяленая, шкуры лосей, зубров, бобров, выдр и других зверей; кроме того, казаки продавали лошадей [45].

Последние известия о местах пребывания зубров в лесостепи и степной зоне относятся к первой половине XVII в. Перечисляя зверей, водившихся в Молдавии, Д. Кантемир [46] упомянул о том, что по обоим берегам Днестра встречались зубры, которых он называл «bubali silvestres» (лесные

[45] ЦГАДА, ф. Разрядный приказ, Белгородский стол, д. № 608.
[46] Описание Молдавии было написано им по латыни и переведено на румынский язык в 1718 г.

буйволы). Кантемир добавил, что эти звери не жили там постоянно, а заходили в Молдавию из Подолии и из причерноморских степей, когда Днепр покрывался льдом [Cantemiru, 1872].

Подтверждением того, что под «bubali silvestres» Кантемир подразумевал зубров, служит известие Г. Ржачинского [Rzaczynski, 1721] о том, что в конце XVIII в. в обширных безлюдных местах Подолии еще паслись многочисленные стада лосей, зубров и диких коней («Alcium, Bisontum, Equorum silvestrium frequentissimi greges»).

Рис. 219. Вероятные места нахождения зубров в XVII в. (1)



украинское Полесье и правобережная украинская лесостепь в то время находились в пределах Польши).

К концу XVIII в. зубров уже не было ни в лесостепи, ни в степной зоне. Тем самым равнинное стадо зубров, населявших белорусское и украинское Полесье, было окончательно разъединено с кавказским стадом.

Главными причинами исчезновения зубров из восточноевропейской лесостепи и из степной зоны было истребление их людьми и резкое ухудшение угодий, где эти животные находили пищу и убежище. Ярким примером такого ухудшения могут служить изменения, происшедшие в лесах, расположенных в окрестностях Верхне-Курмоярской станицы. В то время, когда там водились зубры и лоси, по-над Доном и Аксенцем и по Аксаю в ряде мест были леса, которые считались непроходимыми. По Аксаю и в займищах по Дону леса состояли из тополей, вяза, карагача, осокоря и ив, а в урочище Пески росли осина, береза, «синие талы», яблоня, груша и терн. Когда же из-за Волги прикочевали калмыки и стали зимовать по Аксаю и Дону, то леса на левобережье Дона были истреблены огнем и скотом в жестокие зимы. На правобережье лесов тоже стало меньше, так как их стали все сильнее вырубать для строительства и отопления; чаще стали случаться и пожары [Котельников, 1886].

Кроме того, множество зубров иногда погибало в необычно многоснежные и морозные зимы. Во время путешествия Мартина Броневского (1578 г.) местные жители рассказали ему, что лет за десять или немногим более до его приезда в Крым, в жестокую многоснежную зиму множество зубров и других крупных зверей погибло в савранских и очаковских степях и там находили огромные груды костей этих животных.

Сведений о распространении зубра в лесной зоне имеется больше, чем о его распространении в лесостепи и степной зоне. В Прибалтике кости зубра были обнаружены при раскопках городищ в слоях, отнесенных археологами к X—XIII вв. Четыре этих городища находятся в долине р. Даугавы, два — в бассейне р. Лиелупе и одно — на берегу Талсинского озера [Цалкин, 1962].

На территории, входящей теперь в состав Калининградской области, зубры были редки уже в начале XII в. и водились там между Тильзитом (ныне Советск) и Либавой (Лиепая) [Брем, Россмесслер, 1864]. Тем не менее в конце XVII в. два последних бранденбургских курфюрста велели наловить зубров в тогдашнем герцогстве Прусском и выпустить их на волю в бранденбургских лесах, а некоторых — поместить в зверинцы [49]. Ссылаясь на свидетельство Буяка, С. А. Усов [1859] сообщил, что последний зубр на территории нынешней Калининградской области был убит браконьерами в 1755 г.

Более подробны сведения о прошлом распространении зубра в Белоруссии, Литве и в лесной зоне Украины.

---

[49] Реферат статьи из журнала «Jahrbuch für Forstrmänner, Jager und Jahdfreunde», помещенной в «Лесном журнале», 1883, кн. 2.

При раскопках в древнем Гродно, в слоях, отнесенных к XI—XII и первой половины XIII в., были найдены кости от 25 зубров, а в слоях, отнесенных ко второй половине XIII и XIV вв.,— кости от 12 зубров [Цалкин, 1954].

В летописных известиях упоминалось о том, что Гедимин убил громадного зубра на Виленской горе [Walecki, 1885].

В XV в. в белорусских пущах и в украинском Полесье зубров было так много, что зимой 1409/1410 г., готовясь к войне с Тевтонским Орденом, король Ягелло и Витовт устраивали грандиозные охоты на зубров и лосей в разных местах Великого княжества Литовского (особенно в беловежских и ратненских лесах). Мясо добытых зверей солили в огромных бочках и весной 1410 г., погрузив на плоты, отправляли его по 200 т ежедневно в Плоцк, где хранились продовольственные запасы для войска [Шайноха, 1882; Sztolcman, 1924].

В пределах собственно Литвы великая охота на зубров была устроена в 1453 г. королем Казимиром в Ковенской пуще [Walečki, 1885]. В первой половине XVI в. зубры еще водились в ряде крупных белорусских пущ. М. Меховский, чье сочинение было впервые опубликовано в 1517 г., писал, что в Великом княжестве Литовском обилие лесов и там добывается много крупных зверей. Среди них он назвал и «boves silvestres», добавив, что их на местном языке называют зубрами [Меховский, 1936].

В одном из служебных донесений, датированном 1536 г., упоминалось о том, что короли Казимир и Александр нередко ездили на охоту за зубрами в Городенскую (Гродненскую) пущу из охотничьего двора, находившегося в Кнышине [Археографический сборник документов, относящихся к истории Северо-Западной Руси, 1867].

В ревизии пущ Великого княжества Литовского, составленной в 1559 г. Г. Б. Воловичем, было сказано, что в одной из пущ — в Перестунской, все 36 отступов (объездов), на которые разделялась эта пуща, были зубровыми оступами [Волович, 1867].

Однако уже в этом столетии зубр ценился очень дорого. Во всех трех статутах (правовых кодексах) Великого княжества Литовского (1529, 1566 и 1588 гг.) за зубра, убитого в чужом владении, был установлен штраф в 12 руб. Литовский рубль в XVI в. содержал в себе 100 литовских грошей. По статуту 1529 г. вол оценивался в 50 грошей, корова — в 40 грошей и кабан — 30 грошей. Следовательно, штраф за убитого зубра соответствовал стоимости 24 волов или 30 коров.

Во второй половине XVI в., видимо, стала заметной убыль в населении белорусских зубров, и Беловежская пуща, наиболее богатая ими, находилась в прямом владении короля. В ней без королевского разрешения нельзя было охотиться. Стефан Баторий дал, например, в 1577 г. разрешение Николаю Радзивиллу убить в пуще 4 зубров и столько же лосей [Лаппо, 1901].

К XVIII в. резко сократилось распространение зубра и в Белоруссии. В этом столетии зубр оставался в основном в Беловежской пуще, где он строго охранялся. Отдельные зубры иногда выходили, по-видимому, за

пределы этой пущи. В записках о путешествии по западным провинциям Русского государства, опубликованных в 1803 г., упоминалось, что из всех животных, распространенных там, наиболее замечателен зубр и что он водился «наипаче» в Беловежском лесу [Севергин, 1803].

В этой пуще в XVIII в. короли устраивали иногда крупные охоты на зубров и других копытных. В этих охотах участвовали гости и свита короля. На одной из таких охот, устроенной 27 сентября 1752 г., было убито 42 зубра. Среди них было 11 крупных быков и 7 более мелких (молодых, вероятно), 18 взрослых зубриц и 6 молодых. Самый крупный зубр весил 14 центнеров и 50 фунтов. До введения метрической системы 1 центнер соответствовал (в Германии и, вероятно, также и в Польше) 100 фунтам, или 50 кг (1 немецкий фунт соответствовал тогда 500 г по современной весовой системе). Следовательно, самый крупный зубр весил 725 кг.

Исходя из того, что уже в середине XIX в. не было таких крупных зубров, какие добывались на королевских охотах в XVIII в., было высказано мнение, что рост зубров значительно уменьшился в историческое время. Это мнение было подтверждено много лет спустя В. И. Цалкиным. Измеряя пястные кости зубров, найденные при раскопках древнего Гродно, и сравнивая их с такими же костями современных зубров из Беловежской пущи, В. И. Цалкин [1951, 1954] пришел к заключению, что белорусские («литовские» по терминологии Цалкина) зубры XII—XVI вв. отличались от современных более крупных ростом.

В конце XVIII в. Беловежская пуща перешла во владения Русского государства и стала местом царской охоты. В первой половине XIX в. зубры, помимо Беловежской пущи, сохранялись кое-где и в соседних с нею лесах. В 30-х годах, например, около 30—40 зубров находилось в лесах, принадлежавших графу Тышкевичу. Эти леса отделялись от Беловежской пущи лишь р. Наревом [Eichwald, 1830]. Однако вскоре зубры в пределах Белоруссии остались только в Беловежской пуще. С тех пор, как она стала местом царской охоты, в ней вели учет зубрового поголовья. В 1854 г. в беловежском стаде насчитывалось 1655 зубров, к 1863 г. осталось 795, а к 1890 г.— 350. К 1901 г. стадо увеличилось до 625 [Кулагин, 1919]. Перед первой мировой войной в пуще было 785 зубров [Заблоцкий, 1947]. За 1914—1921 гг. почти все беловежские зубры были истреблены.

История восстановления в нашей стране зубров, ведущих потомство от беловежского стада, рассмотрена в ряде работ [Заблоцкий, 1947, 1949; Гептнер, 1961; Сержанин, 1961; и др.].

О распространении зубра в лесной зоне Украины сведений меньше, чем о его распространении в Белоруссии. В XII в., как уже упоминалось, на зубров охотились в Галицкой земле, куда входили лесостепное и лесное Прикарпатье и Карпатские горы. При археологических раскопках в Киеве, в слоях, отнесенных к XI—XIII вв., были обнаружены кости 1 зубра, а при раскопках в Вышегороде — кости 2 особей [Тимченко, 1972].

В XV и в первой половине XVI в. зубры в лесной зоне Украины были почти так же обычны, как и в белорусском Полесье. Как уже упоминалось,

в 1431 г. на княжеские пиры в Луцке ежедневно доставлялось по 60 зубров, и часть из них добывалась, по всей вероятности, в Волынском Полесье. Известно также, что в XV в. зубров добывали в пущах, прилегавших к местечкам Ратно и Любомль [Sztolcman, 1924].

Приведенные ранее известия о том, что в середине XVI в. зубры были нередки в Киевском воеводстве, относятся не только к лесостепным поветам его, но и к лесным. То же самое следует заметить и о зубровых плавях, существовавших в середине XIX в. у Новгород-Северска и в Киевском воеводстве: во время сезонных перекочевок через Десну и Днепр переплывали как зубры, обитавшие в лесостепи, так и те, которые жили на южной окраине лесной зоны.

Очень мало сведений и о том, где в рассматриваемое время водились зубры на Украинских Карпатах. Об охоте на зубров в Галицкой земле в XII в. уже упоминалось. Более определенное сообщение о пребывании зубров на Украинских Карпатах принадлежит Д. Кантемиру. По его словам, в горах по западной окраине Молдавии («in occidentalibus montibus») — в тех границах, которые она занимала в начале XVIII в.,— водился зверь, называвшийся по местному Zimbr [Cantemiru, 1872]. Судя по описанию Кантемира, следует признать, что это был зубр,— его горнокарпатская форма. На карте Молдавии, приложенной к сочинению Д. Кантемира, видно, что «западными горами» были Карпаты. Тот участок их, который находился к северо-западу от г. Черновиц, входит теперь в Украинские Карпаты. Поэтому есть основание полагать, что там в начале XVIII в. водились зубры.

Распространение кавказского зубра во втором тысячелетии нашей эры подробно рассмотрено в работах Н. К. Верещагина [1959] и В. Г. Гептнера [1961]. Поэтому оно рассматривается здесь очень кратко.

В письменных источниках, ставших известными к настоящему времени, наиболее раннее известие о «горных буйволах» принадлежит Рашид-ад-дину. В повествовании о Газан-хане он описал охоту, устроенную во владении Талыш в 1302 г. Воины Газан-хана устроили в горах Талыша облаву и гнали дичь внутрь огромного загона. Это были горные буйволы, джуры, дикие козы и ослы, шакалы, лисицы, волки, медведи и другие звери [Рашид-ад-дин, 1957, стр. 344]. Под «горными буйволами» следует понимать, вероятно, зубров (перевод Рашид-ад-дина с персидского языка на русский сделан А. К. Арендсом).

В 1625 г. Жан-де-Люк, описывая страну и быт черкесов (она простиралась в то время по Кавказу от Темрюка до Дербента), сообщил о том, что черкесы вместо стаканов употребляли рога диких буйволов [Жан-де-Люк, 1879]. Дикими буйволами, по всей вероятности, были названы зубры.

В том же столетии, в 1654 г., патер Архангело Ламберти, посетивший западный Кавказ, со слов мингрельцев сообщил о том, что на границе Мингрелии с Абхазией водились «дикие буйволы». По всей вероятности, и в его сочинении, как и у Жан-де-Люка, дикими буйволами названы зубры.

В XVIII в. появились более подробные сведения о распространении кавказского зубра. В царствование Анны Иоанновны из ее кабинета 31 декабря 1739 г. был послан указ астраханскому обер-коменданту, чтобы он старался присылать в Москву, в Измайловский зверинец, ежегодно по 100 оленей, по 15—20 сайгаков, селтеней, диких коз и кабанов и по 5—6 штейнбоков и диких коней. Затем в указе было добавлено, что в Кабарде есть «дикие быки и кдосы [50], которые по-тамошнему называются домбаи», и чтобы обер-комендант старался добыть через кабардинских князей молодых пять или десять дембаев-бычков и телок и прислать их в Кизлярскую крепость (Полное собрание законов, т. X, № 7994).

Академик Лович послал сообщение в Академию наук о том, что в 1776 г. в верховьях Кумы близ горы Бештау был убит огромный зубр. Как известно, это сообщение было обнаружено в архиве Академии П. Палласом и опубликовано в первом томе его Zoographia [Pallas, т. I, 1831]. Там же было помещено и сообщение Гюльденштедта о том, что он нашел черепа зубров в пещере, расположенной в долине р. Урух. В конце XIX столетия и в 40-х годах нынешнего века черепа зубров были обнаружены в некоторых других святилищах (дзуарах) Осетии. Основываясь на этих находках и на свидетельствах, сохранившихся в устном народном творчестве, В. И. Наниев [1956] пришел к убеждению, что кавказский зубр в пределах северной Осетии водился до конца XVIII — начала XIX в.

В лесах западного Кавказа зубры просуществовали на целое столетие дольше. В 1838 г. была опубликована статья А. Нордманна. В ней сообщалось, что зубр был распространен в той полосе Кавказа, которая находится между р. Кубанью и истоком р. Псиб. В Прикубанье зубры жили круглый год в болотистых местах, а на земле абазехов летом поднимались в горы, и там их часто убивали черкесы. Зимой зубры часто спускались с гор в долины [Nordmann, 1838].

В особенно многоснежные зимы некоторые зубры заходили даже в прикумские степи. Упоминалось, например, что в 1848 г. там был добыт зубр [Ребров, 1849].

По сообщению генерала Кесслера, еще в 60-х годах XIX в. в бассейне р. Лабы зубры бродили стадами в горных лесах [Миддендорф, 1869]. В конце этих же 60-х годов зубры были распространены в лесах по верховьям рек Малого и Большого Зеленчука, Урупы и Лабы. Стадо кавказских зубров определялось приблизительно в 2000 голов [Виноградов, 1870].

К 90-м годам оно сократилось, и численность зубров определяли приблизительно в 500 голов. В эти же 90-е годы была учреждена Кубанская великокняжеская охота. На ее территории была довольно хорошо налажена охрана зубров. Филатов [1912], обследовавший распространение зубра, считал, что к концу первого десятилетия XX в. зубры оставались между верховьями Белой и Лабы, их насчитывалось несколько сот голов.

---

[50] Что такое кдосы, не выяснено.

За время с 1917 по 1926 г. кавказские зубры были истреблены окончательно. В 1940 г. в Кавказском заповеднике были начаты работы по заселению его гибридами зубра и бизона. Для этого было привезено 5 зубробизонов. Сначала их содержали в загоне, а затем выпустили на волю. К началу 1963 г. их уже насчитывалось 317 голов [Котов, Рябов, 1963].

Литература

Арсеньев Ю. В. Описание Москвы и Московского государства по неизданному списку космографии конца XVII в.— Зап. Моск. археол. ин-та, 1911, 11.

Археографический сборник документов, относящихся к истории Северо-Западной России. Вильно, 1867, т. 1.

Архив Юго-Западной России. Киев, 1886. Ч. VII, т. 2.

Боплан. Описание Украины от пределов Московии до границ Трансильвании.— В кн.: И. Г. Ляскоронский. Гильом Левассерде — Боплан и его историко-географические труды относительно Южной России. Киев, 1901.

Брем, Россмесслер. Лесные животные.— Натуралист, 1864.

Броневский М. Описание Крыма.— Зап. Одес. о-ва истории и древностей, 1867, 6.

Верещагин Н. К. Млекопитающие Кавказа. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1959.

Виноградов А. Ф. Зубр Северо-Западного Кавказа.— В кн.: Труды Второго съезда русских естествоиспытателей и врачей в Москве. М., 1870.

Внутренний быт Русского государства с 17 октября 1740 г. по 25 ноября 1741 г. М., 1880, кн. 1.

Волович Г. Б. Ревизия пущ и переходов звериных в бывшем Великом княжестве Литовском, составленная Г. Б. Воловичем в 1559 г. Вильно, 1867.

Гептнер В. Г., Насимович А. А., Банников А. Г. Зубр.— В кн.: Млекопитающие Советского Союза. М.: Высшая школа, 1961, т. 1.

Донские дела. 1906, кн. 2.

Жан-де-Люк. Описание крымских и ногайских татар, черкесов, мингрелов и грузин (1625).— Зап. Одес. о-ва истории и древностей, 1879, 11.

Заблоцкий М. А. Современные зубры Беловежской пущи.— Науч.-метод. зап. Глав. упр. по заповедникам, 1947, вып. 9.

Заблоцкий М. А. Необходимость изучения особенностей зубра и его восстановление в СССР.— Науч.-метод. зап. Глав. упр. по заповедникам, 1949, вып. 8.

Карцов Г. П. Беловежская пуща. СПб., 1903.

Котельников Е. Исторические сведения о Верхне-Курмоярской станице 1818 г. Новочеркасск, 1886.

Котков С. И. Очерки по лексике южновеликорусской письменности XVI—XVIII веков. М.: Наука, 1970.

Котов В. А., Рябов Л. С. Труды Кавказского государственного заповедника, 1963, вып. 7.

Кулагин Н. М. Зубры Беловежской пущи. М., 1919.

Ламберти. Описание Колхиды, или Мингрелии: Пер. с фр.— Зап. Одес. о-ва истории и древностей, 1877, 10.

Лаппо И. И. Великое княжество Литовское за время от заключения Люблинской унии до смерти Стефана Батория. 1901, т. 1.

Летвин М. Десять отрывков разнообразного исторического содержания из Михалона Литвина «О нравах татар, литовцев и москвитян (Michalonus Litvani. De moribus Tartarorum, Litvanorum et Moscorum)».— Архив историко-юридических сведений, относящихся до России. Изд. Н. Калачева. М., 1854, кн. 2, половина 2.

Материалы Военно-ученого архива Главного штаба, 1871.

Меховский М. Трактат о двух Сарматиях. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1936.

Миддендорф А. Ф. Путешествие на север и восток Сибири. 1869, ч. 2, отд. 5, Сибирская фауна.

Наниев В. И. Кавказский зубр-домбай.— Учен. зап. Северо-Осетинск. гос. пед. ин-та, 1956, вып. 20.

Письма гетмана Мазепы к царям Ивану и Петру Алексеевичам. Чтения в Обществе истории и древностей россий-

ских при Московском университете, 1848.

Полное собрание законов Российской империи, 1830, т. 10, № 7994.

Рашид-ад-дин. Джами-ат-таварих: Сборник летописей. Баку, 1957, т. 3.

Ребров А. Ф. Перекочевье антилоп, диких коз и лошадей в кумские камыши.— Журн. сельск. хоз-ва и овцеводства, 1849, № 1.

Севергин В. Записки путешествия по западным провинциям Российского государства, 1803.

Сержанин И. Н. Млекопитающие Белоруссии. 2-е изд. Минск, 1961.

Тимченко Н. Г. К истории охоты и животноводства в Киевской Руси (среднее Поднепровье). Киев: Наукова думка, 1972.

Филатов Д. О кавказском зубре.— Зап. имп. Академии наук. Отд-ние физ.-мат., 1912, **30**, № 8.

Хроника Быховца. М.: Наука, 1966.

Цалкин В. И. К истории литовского зубра.— Докл. АН СССР, 1951, **77**, № 2.

Цалкин В. И. Фауна из раскопок в Гродно.— В кн.: Воронин Н. Н. Древнее Гродно. Материалы и исследования по археологии древнерусских городов. М.: Изд-во АН СССР, 1954, т. 3.

Цалкин В. И. Фауна из раскопок археологических памятников средневековой Прибалтики.— В кн.: Цалкин В. И. К истории животноводства и охоты в Восточной Европе. М.: Изд-во АН СССР, 1962.

Цалкин В. И. К истории млекопитающих восточноевропейской летописи.— Бюл. МОИП. Отд-ние биол., 1963, **68**, № 2.

Шайноха К. Ядвига и Ягайло. М., 1882, т. III.

Beauplan G. Déscription d'Ukraine qui sont plusieurs provinces du Royaume de Pologne. Rouen, 1966.

Broniovii M. de. Biesdzfedea ad Tartarum Legati, 1630. Russia seu Moscovia itemque Tartaria. Commentario Topographico atque politico illustrato. Ex officina Elzeviriana.

Cantemiru D. Descriptio Moldaviae. Bucureşti, 1872.

Cromeri M. Polonia. Krakow, 1901.

Eichwald E. Naturhistorische Skizze von Lithauen. Volynien und Podolien. Wilna, 1830.

Jablonowski A. Polska XVI wieku. Ziemi Ruskie. Ukraina. Warszawa, 1897.

Nordmann A. Ueber Auerochsen im Caucasus.— Bull. sci. Publ. Acad. Imp. Sci. Saint-Petersbourg, 1838, **3**, N 20.

Pallas P. Zoographia Rosso-Asiatica. Petropoli, 1831, t. 1.

Pretwicz B. Bernard Pretwicz in ego apologia na sejmie 1550 r. Biblioteca warszawska. Warszawa, 1866, t. 3.

Rzaczynski G. Historia naturalis curiosa regni Polonia magni ducatus Lituaniae annexarumque provinciarum. Sandomiriae, 1721.

Sztolcman J. Matéraux pour l'histoire naturelle et pour l'historique du Bison d'Europe.— Ann. zool. Mus. Pol. Hist. Natur., 1924, **6**.

Walecki A. Zubr i bobr. Pamiethik fizyographiczny, Warszawa, 1885, **t. 5**.

Содержание

Contents

Зубр

Морфология, систематика, эволюция, экология

Утверждено к печати Институтом эволюционной морфологии и экологии животных им. А. Н. Северцова Академии наук СССР

Редактор издательства Г. М. Орлова

Художник Е. А. Литвак

Художественный редактор Н. Н. Власик

Макет книги и художественно-техническая редакция Т. В. Поляковой

Художественный редактор графического материала В. Н. Егорова

Корректоры Р. А. Тютина, Т. Д. Хорькова

ИБ № 16190

Сдано в набор 22.03.79.
Подписано к печати 27.08.79.
Т-11745. Формат 70×90¹/₁₆
Бумага типографская № 1
Гарнитура обыкновенная
Печать высокая
Усл. печ. л. 37,2 Уч.-изд. л. 38,2
Тираж 2400 экз. Тип. зак. 1820
Цена 4 р. 40 к.

Издательство «Наука»
117864 ГСП-7, Москва, В-485,
Профсоюзная ул., 90

2-я типография издательства «Наука»
121099, Москва, Г-99, Шубинский пер., 10

Позднеплейстоценовый бизон (Bison priscus occidentalis)
Самка двухлетняя. По экземпляру из вечной мерзлоты Якутии





Лесной бизон (Bison priscus athabascae). Самец

Лесной бизон (Bison priscus athabascae). Самка





Американский бизон прерий (Bison bison bison). Самец



Американский бизон прерий (Bison bison bison). Самка



Беловежский зубр (Bison bonasus bonasus). Самец

Академия наук СССР

Институт
эволюционной морфологии
и экологии животных
им. А. Н. Северцова

Научный совет
по проблемам биосферы

MaB

Советский комитет
по программе ЮНЕСКО
„Человек и биосфера“

Виды
фауны СССР
и сопредельных
стран

Зубр

Морфология, систематика, эволюция, экология



Таблица 4 Промеры кожи четырех взрослых самцов и одной взрослой самки зубров, добытых в июле-августе на Хопре

Проба	Толщина кожи, мм M	кожи, мм lim	эпидермиса, мкм M	эпидермиса, мкм lim	рогового слоя, мкм M	рогового слоя, мкм lim	дермы, мм M	дермы, мм lim	сосочкового слоя, мм M	сосочкового слоя, мм lim	сетчатого слоя, мм M	сетчатого слоя, мм lim	Диаметр секреторных отделов потовых желез, мкм M	Диаметр секреторных отделов потовых желез, мкм lim	Размер сальных желез, мкм M	Размер сальных желез, мкм lim	Диаметр мышц, поднимающих волосы, мкм M	Диаметр мышц, поднимающих волосы, мкм lim
Самцы																		
Лоб *	12,7	–	308	–	38	–	12,4	–	5,3	–	7,1	–	186	–	92×430	–	61	–
Теменная часть головы *	8,7	–	256	–	33	–	8,4	–	4,4	–	4,0	–	205	–	87×472	–		
Голова за ушами *	7,4	–	236	–		–	7,1	–	3,2	–	3,9	–	186	–	133×482	–	29	–
Середина шеи сверху *	8,5	–	315	–	46	–	8,2	–	7,4	–	0,8	–	259	–	154×646	–	51	–
Середина шеи сбоку *	9,3	–	105	–	13	–	9,2	–	2,5	–	6,7	–	236	–	77×430	–	25	–
Середина шеи снизу *	7,9	–	154	–	20	–	7,7	–	4,8	–	2,9	–	425	–	159×430	–	59	–
Загривок	10,5	9,0–12,0	101	52–231	26	17–55	10,3	8,9–11,9	3,3	3,0–4,1	7,0	5,9–7,9	186	123–274	135×438	82–178×274–548	65 ***	55–72
Середина спины	6,5	5,2–8,0	81	40–140	17	10–25	6,4	5,9–7,9	2,5	2,2–3,3	3,9	2,6–4,7	138	110–169	131×416	68–164×297–616	90	41–137
Крестец	6,2	4,8–7,0	111	46–256	39	12–92	6,0	4,3–6,9	1,8	1,3–3,3	4,2	1,9–5,4	135	96–174	136×341	110–164×231–465	87	55–123
Бок под загривком	7,4	6,0–9,0	73	40–139	12	6–19	7,3	5,9–8,9	1,8	1,3–2,3	5,5	4,1–6,6	130	96–164	110×304	68–151×205–342	57	51–68
Середина бока тела ***	6,3	5,0–7,9	62	29–105	10	6–12	6,1	7,7–7,9	1,6 **	1,3–1,9	5,2 **	4,6–5,8	126	123–133	70×289 **	68–72×277–301	73 **	55–92
Бок под крестцом ***	7,1	6,0–7,7	68	46–113	12	6–21	7,4	6,9–7,9	1,3	1,1–1,6	6,0	5,8–6,5	136	96–164	70×153	62–82×137–185	89	63–110
Грудь ***	10,6	8,9–12,0	128	58–264	24	23–25	10,4	8,6–11,9	3,8 **	3,7–3,9	5,9 **	4,7–7,2	164	82–287	188×671	123–274×492–822	55	41–71
Середина брюха	7,0	6,1–8,0	136	52–359	26	9–72	6,8	5,7–7,9	2,4	2,0–3,3	4,3	2,4–5,9	177 ***	123–298	158×358	110–232×274–548	62 **	51–68
Брюхо под крестцом	6,8	6,0–7,4	103	46–231	12	9–17	6,7	5,9–7,1	2,1	1,8–2,2	4,6	3,7–5,3	142	132–150	149×389	123–178×274–468	46 ***	41–55
Локоть ***	7,5	4,0–11,5	49	35–67	15	9–25	7,4	3,9–11,4	1,8	1,5–1,9	5,6	2,4–9,5	120	102–137	97×281	72–123×232–338	41,5 **	41–42
Запястье ***	5,4	3,0–7,2	71	52–105	16	12–21	5,3	2,9–7,1	1,6	1,6	3,7	1,3–5,5	115	109–123	100×287	82–137×274–301	44	41–51
У копыта передней ноги *	7,7	–	461	–	174	–	7,2	–	1,9	–	5,3	–	72	–	195×420	–	51	–
Колено ***	7,9	7,0–8,8	60	46–88	11	8–17	7,8	6,9–8,7	1,7	1,1–1,7	6,1	5,2–6,6	155	123–205	100×284	82–110×236–274	47	41–68
Пятка ***	4,3	4,0–4,9	86	40–172	21	12–34	4,1	3,9–4,7	1,5	0,9–2,1	2,8 **	2,6–3,0	126	123–133	124×280	96–139×260–294	53	30–68
У копыта задней ноги	7,7	–	263	–	38	–	7,4	–	3,2	–	4,2	–	50	–	111×514	–	63	–
Самка																		
Лоб	4,0	–	105	–	17	–	3,9	–	2,4	–	1,5	–	149	–	98×185	–	92	–
Теменная часть головы	5,3	–	97	–	9	–	5,2	–	2,1	–	3,1	–	113	–	72×267	–	51	–
Голова за ушами	5,0	–	50	–	8	–	4,9	–	1,2	–	3,7	–	99	–	84×231	–	26	–
Середина шеи сверху	12,3	–	71	–	17	–	12,2	–	2,6	–	9,6	–	103	–	144×358	–	72	–
Середина шеи сбоку	6,5	–	72	–	13	–	6,4	–	1,4	–	5,0	–	103	–	102×226	–	41	–
Середина шеи снизу	10,3	–	62	–	8	–	10,2	–	2,5	–	7,7	–	143	–	102×390	–	41	–
Загривок	7,9	–	59	–	13	–	7,8	–	1,9	–	5,9	–	83	–	113×257	–	62	–
Середина спины	8,0	–	117	–	42	–	7,9	–		–		–	103	–	123×267	–	62	–
Крестец	6,1	–	76	–	8	–	6,0	–	1,0	–	5,0	–	123	–	77×174	–	30	–
Бок под загривком	4,1	–	55	–	13	–	4,0	–	1,3	–	2,7	–	92	–	82×215	–	62	–
Середина бока тела	6,2	–	72	–	24	–	6,1	–	1,0	–	5,1	–	120	–	92×226	–	62	–
Бок под крестцом	6,9	–	46	–	13	–	6,8	–	1,1	–	5,7	–	103	–	51×147	–	29	–
Грудь	5,5	–	67	–	16	–	5,4	–	1,9	–	3,5	–	103	–	92×298	–	92	–
Середина брюха	7,2	–	147	–	21	–	7,0	–	2,6	–	4,4	–	113	–	103×410	–	51	–
Брюхо под крестцом	5,2	–	71	–	8	–	5,1	–	1,4	–	3,7	–	144	–	97×325	–	34	–
Локоть	5,4	–	85	–	38	–	5,3	–	1,6	–	3,7	–	133	–	82×328	–	25	–
Запястье	5,0	–	168	–	29	–	4,8	–	1,8	–	3,0	–	88	–	98×390	–	31	–
У копыта передней ноги	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
Колено	4,5	–	67	–	17	–	4,4	–	1,0	–	3,4	–	123	–	62×190	–	30	–
Пятка	4,5	–	174	–	21	–	4,3	–	1,9	–	2,4	–	92	–	77×287	–	41	–
У копыта задней ноги	4,8	–	113	–	13	–	4,7	–	1,8	–	2,9	–	92	–	40×119	–	41	–

* По 1 экз. ** По 2 экз. *** По 3 экз.

Таблица 3. Промеры кожи пяти самцов зубров в возрасте 2–4 лет, добытых зимой (четырех в феврале на Кавказе и одного в январе на Хопре) и одной взрослой самки (добытой в конце декабря в Мордовском заповеднике)

Проба	Толщина												Диаметр секреторных отделов потовых желез, мкм		Размер сальных желез, мкм		Диаметр мышц, поднимающих волосы, мкм	
	кожи, мм		эпидермиса, мкм		рогового слоя, мкм		дермы, мм		сосочкового слоя, мм		сетчатого слоя, мм							
	M	lim	M	lim	M	lim	M	lim	M	lim	M	lim	M	lim	M	lim	M	lim
Самцы																		
Теменная часть головы *	12,0		215				11,7		4,3		7,5		112		145×560			
Голова за ушами *	5,0		56		15		4,9		3,0		2,9		86		94×368			
Середина шеи сверху *	8,8		181				8,6		3,9		4,7		114		104×481			
Середина шеи сбоку *	9,0		100				8,9		3,1		5,8		–		90×553			
Середина шеи сбоку *	8,0		90				7,9		2,8		5,4		125		107×390			
Загривок	8,4	5,3–12	168	99–205	80 ***	60–110	8,0	7,1–11,9	2,4	1,9–3,7	5,4	2,2–8,2	71	41–93	111×347	92–140×205–550	78	34–110
Середина спины	8,0	7–10	134 ****	70–196	71 ***	35–123	8,5	6,9–9,8	1,8	1,2–2,6	6,8 ****	5,7–7,9	79,4	68–100	126,4×256	233–274×96–164	92	45–130
Крестец	6,0	4–7	80 ***	52–145	35 ***	13–70	6,1	4,0–7,9	1,5	1,3–2,0	4,5	2,6–5,9	82,4	55–97	103×238,8	70–140×140–342	91	70–137
Бок под загривком	5,9	5–6,8	91 ****	60–110	46 ***	30–68	5,8	5,0–6,7	1,5	1,1–1,8	4,3	4,1–5,2	74,2	54–112	90,6×266,4	70–100×140–411	77	39–130
Середина бока тела ***	7,9	5,7–11	80	58–107	33 **	23–44	8,1	5,5–11,9	1,3	0,7–2,0	6,8	4,2–9,9	91,5 **	82–101	87,6×208,6	55–110×110–274	64	40–82
Бок под крестцом	7,7	6,5–10,5	61	45–81	32	11–46	8,0	6,4–10,4	1,3	1,2–1,4	7,1	5,0–9,0	79,0	55–123	88×284,8	70–110×196–410	61	20–96
Грудь																		
Середина брюха	10,0	7,5–14,2	103	54–174	60	23–133	9,9	7,4–14,1	2,7	2,3–3,1	6,0	5,1–7,2	100,4	82–130	154×502,8	110–205×410–685	65	41–109
Брюхо под крестцом ****	7,0		153 ***	116–192	103 ***	93–122	6,9	6,8–7,0	2,3	1,7–2,7	4,5	4,1–5,3	95,7	82–109	137,5×379,5	110–220×150–548	5 ***	41–55
Локоть ****	6,2	3,0–8,5	178	70–191	98 ***	41–145	7,5	5,3–8,8	1,8	1,5–2,3	5,7	3,6–6,9	92,5	82–110	99×355	96–108×326–410	45 ***	40–54
Запястье ***	5,0	4,5–5,5	96	70–128	56	41–70	4,8	4,3–5,4	2,1 **	2,1–2,2	2,4 **	2,1–2,8	102,6	82–130	192×294 **	82–110×247–342	47	30–70
У копыта передней ноги ****	4,9	4,5–5,7	97	58–160	35 ***	30–40	4,7	4,4–5,6	2,6	2,2–3,4	2,1	1,7–2,5	56,5	20–81	187,3×503 ***	110–274×274–685	38 **	30–41
Колено ****	7,3	6,0–10,0	95	65–137	48	14–90	7,4	6,3–9,8	1,3	0,9–1,8	5,8	5,1–8,9	72,7	55–99	67,7×244,2	52–96×110–333	38	31–41
Пятка ****	5,4	4,5–6,5	83	49–123	68	35–123	5,2	4,4–6,4	2,2	1,8–2,7	2,9	2,1–4,1	73 ***	55–82	130×450	82–181×340–707	57 ***	46–70
У копыта задней ноги ****	6,1	5,0–8,0	162	104–300	93	13–233	5,9	4,7–7,8	3,1	2,2–3,8	2,8	0,9–4,1	49,7	40–63	157×543	110–274×410–685	30	26–41
Самки																		
Лоб	6,6	–	315	–	90	–	6,3	–	3,1	–	3,2	–	120	–	135×375	–	–	–
Середина шеи сверху	7,9	–	270	–	90	–	7,6	–	3,6	–	4,0	–	180	–	225×450	–	–	–
Середина шеи сбоку	6,9	–	112	–	75	–	6,7	–	1,3	–	5,4	–	120	–	450×135	–	–	–
Середина шеи снизу	13,5	–	285	–	45	–	13,2	–	5,1	–	8,1	–	270	–	225×900	–	–	–
Загривок	10,7	–	135	–	60	–	10,5	–	2,9	–	7,6	–	135	–	135×680	–	–	–
Середина спины	10,2	–	240	–	60	–	9,9	–	2,9	–	7,0	–	180	–	240×750	–	–	–
Крестец	10,2	–	195	–	105	–	9,9	–	2,3	–	7,6	–	105	–	180×570	–	–	–
Бок под загривком	4,9	–	135	–	90	–	4,7	–	1,4	–	3,6	–	90	–	90×360	–	–	–
Середина бока тела	5,5	–	90	–	60	–	5,4	–	0,9	–	4,5	–	75	–	90×225	–	–	–
Бок под крестцом	8,3	–	75	–	45	–	8,2	–	0,8	–	7,4	–	75	–	105×225	–	–	–
Грудь	7,0	–	270	–	150	–	6,7	–	2,7	–	4,0	–	150	–	225×600	–	–	–
Середина брюха	6,5	–	135	–	45	–	6,3	–	2,9	–	3,4	–	135	–	165×450	–	–	–
Брюхо под крестцом	–	–	105	–	75	–	–	–	3,3	–	–	–	180	–	150×570	–	–	–
Запястье	8,5	–	675	–	225	–	7,8	–	4,0	–	3,8	–	60	–	225×1350	–	–	–
У копыта передней ноги	7,3	–	645	–	150	–	6,6	–	3,9	–	2,7	–	41	–	300×1075	–	–	–
Колено	5,9	–	105	–	75	–	5,8	–	1,5	–	4,2	–	150	–	150×225	–	–	–
Пятка	5,8	–	225	–	90	–	5,6	–	2,9	–	2,7	–	120	–	240×450	–	–	–
У копыта задней ноги	7,1	–	315	–	120	–	6,8	–	4,1	–	2,7	–	105	–	225×825	–	–	–

* По одному экз. ** По 2 экз. *** По 3 экз. **** По 4 экз.